

UNIVERZITET U BEOGRADU

BIOLOŠKI FAKULTET

mr Stevan Avramov

**Ontogenetska fenotipska plastičnost i materinski efekti
tokom ranih stunjeva razvića *Iris pumila* L. (Iridaceae)**

Doktorska disertacija

Beograd

2008

Ova doktorska disertacija uradjena je u Odeljenju za evolucionu biologiju Instituta za biološka istraživanja “Siniša Stanković”, pod pokroviteljstvom Ministarstva za nauku i zaštitu životne sredine Republike Srbije, a pod rukovodstvom mentora dr Branke Tucić i mentora dr Zlatka Gibe.

Veliku zahvalnost dugujem dr Branki Tucić na korisnim savetima i ukazanom poverenju tokom izrade ovog rada.

Zahvaljujem se kolegini mr Danijeli Pemac na značajnoj pomoći prilikom eksperimentalnog rada.

Hvala i svim ostalim kolegamicama i kolegama iz Odeljenja za evolucionu biologiju koji su mi rado, i na razne načine pomagali tokom našeg zajedničkog boravka u Institutu.

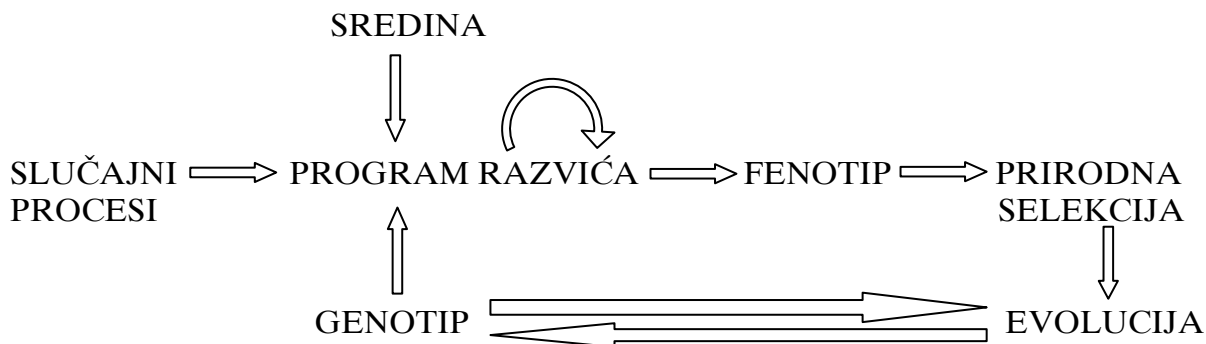
Naravno, ove disertacije ne bi bilo da u mojoj porodici, kod mojih roditelja i supruge, nisam imao stalnu podršku i razumevanje tokom svog dosadašnjeg istraživačkog rada.

1. UVOD

1.1. Fenotipska plastičnost i komponente fenotipske varijanse

Fenotipska plastičnost predstavlja sposobnost jednog genotipa da u različitim sredinskim uslovima formira različite fenotipove (Bradshaw 1965). U varijabilnim uslovima životnog staništa takva sposobnost organizma može predstavljati veoma značajnu adaptaciju (Bradshaw 1965; Schlichting 1986; Sultan 1987; West-Eberhard 1989; Sultan 1995; Schlichting i Pigliucci 1998), posebno kod sedentarnih organizama koji nemaju mogućnost izbegavanja nepovoljnih sredinskih uslova (Bradshaw 1965). Tokom više decenija proučavanja ovog fenomena, ustanovljeno je da brojne vrste organizama poseduju inherentno svojstvo “plastičnog” odgovora na abiotičke i biotičke faktore svoje životne sredine. Prostorno i vremensko variranje uslova staništa može indukovati raznovrsne plastične odgovore, od promena u ponašanju, fiziologiji, morfologiji do promena u dinamici rasta i osobina životne istorije (Bradshaw 1965; Pigliucci i sar. 1997; Komers 1997; Evans i Poorter 2001). Važno je naglasiti da plastičnost nije generalna odlika genotipa već je specifična za osobinu ili kompleks osobina (Bradshaw 1965). Fenomen fenotipske plastičnosti poznat je biolozima gotovo jedan vek. Prvobitno je fenotipski odgovor na promenu sredine smatran “sredinskim šumom” koji čini nejasnim “prave” genetičke karakteristike organizma (*sensu* Sultan 2000). Tek tokom poslednjih nekoliko decenija plastičnost je shvaćena kao važan način održanja fenotipskog diverziteta i značajan faktor za razviće organizma, njegovo funkcionisanje i evoluciju populacije u svom staništu (Bradshaw 1965; Schlichting 1986; Scheiner 1993; Pigliucci 2001). U tom kontekstu, fenotipska plastičnost se može definisati kao promena razvojnih puteva jednog genotipa, indukovana određenim sredinskim efektima (Scheiner 1993; Via 1993). Kao takva razlikuje se od razvojnog šuma koji se odnosi na fenotipsko variranje koje je nekorelisano sa bilo kojim sredinskim faktorom i posledica je slučajnih događaja u razviću. Ovakav stav je doveo do redefinisavanja genotipa pri čemu razlike između

genotipova nisu razlike specifičnih fenotipova već razlike njihovih karakterističnih setova razvojnih odgovora na sredinske faktore (Sultan 1987). Iz ovih saznanja proizilazi da životna sredina ima dvostruku ulogu u evolucionim procesima (Scheiner 1993). Prvo, sredina ustanovljava odnos izmedju fenotipa jedinke i njene adaptivne vrednosti. Drugo, sredina je u interakciji sa procesima razvića i na taj način utiče na formiranje fenotipa (Slika 1.).

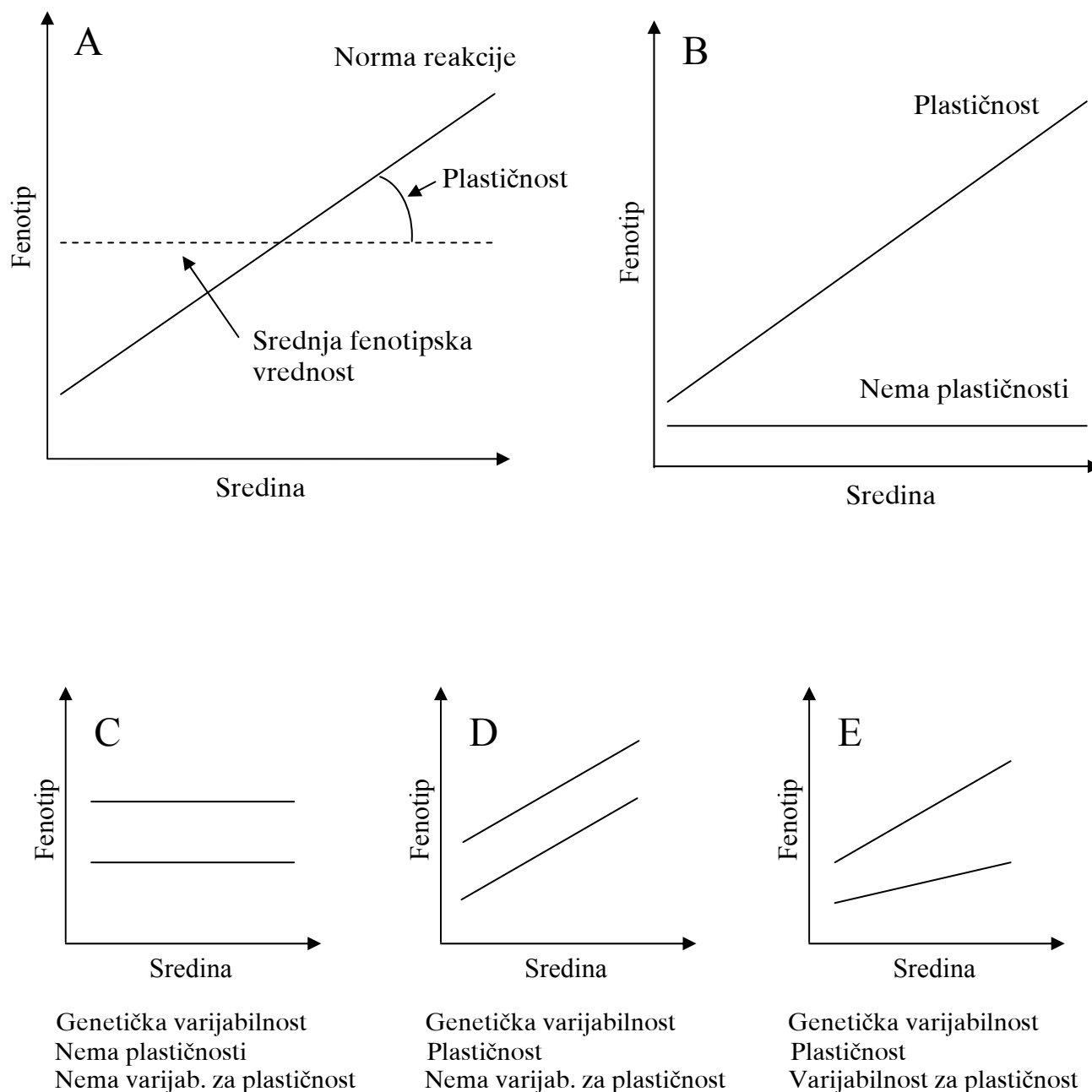


Slika 1. Shematski prikaz odnosa između različitih faktora koji su uključeni u formiranje fenotipa i njihove uloge u pravcima delovanja prirodne selekcije, odnosno genetičkih (evolucionih) promena u populaciji.

Prema Bradshaw-u (1965): “iznos u kome se ekspresija individualne karakteristike nekog genotipa promeni pod delovanjem različitih uslova sredine, predstavlja meru plastičnosti te karakteristike”, dok je opseg fenotipskih promena date osobine njena “norma reakcije”.

Norma reakcije predstavlja funkciju koja povezuje životne sredine kojima je genotip izložen i fenotipove koje može proizvesti u datim sredinama (Schlichting i Pigliucci 1998.). U praksi, norma reakcije može meriti prosečan odgovor genotipa, populacije ili vrste na promenu uslova životne sredine, zavisno od biološkog nivoa analize koji je predmet istraživanja. U dijagramima normi reakcija vrednost sredinske varijable je prikazana na apscisi (x-osi), a odgovarajuća prosečna fenotipska vrednost osobine jednog genotipa na ordinati (y-osi), pri čemu su srednje vrednosti analizirane karakteristike u dve sredine povezane linijom. Obično se prikazuje kao funkcija prave koja se karakteriše

nagibom i interceptom – odsečkom na ordinati. Striktno govoreći, norma reakcije je funkcija koja može imati bilo koji oblik, specifična je za određeni genotip i konkretnu fenotipsku osobinu, tako da opisuje odnos fenotipa i sredine. Pigliucci (2001) na jasan način objašnjava odnos između fenotipske plastičnosti i norme reakcije, kao što je predstavljeno na Slici 2.:



Slika 2. Shematski prikazi norme reakcije genotipova za neku fenotipsku karakteristiku u sredinskom gradijentu. A. Odnos između norme reakcije, srednje

vrednosti i plastičnosti osobine; isprekidana linija predstavlja prosečnu fenotipsku vrednost datog genotipa u svim sredinama i po definiciji matematički je nezavisna od plastičnosti prikazane istom normom reakcije. B. Prikaz plastičnosti kao jednog svojstva norme reakcije. C, D i E. Norme reakcije dva genotipa za jednu fenotipsku karakteristiku. Odnos visine, pravca i nagiba normi reakcija ukazuje na genetičku varijabilnost i genetičku varijabilnost plastičnosti određene osobine u populaciji.

Fenotipska plastičnost je samo jedna od karakteristika norme reakcije. Sa prikazanog grafika B (Slika 2) uočava se da genotip može biti plastičan ili ne, ali se u oba slučaja za analiziranu osobinu može predstaviti specifična norma reakcije. Stepennagiba norme reakcije ukazuje na veličinu plastičnosti analizirane osobine, dok pravac funkcionalne zavisnosti osobine od sredinskih faktora (pozitivan ili negativan nagib) opisuje obrazac plastičnosti svakog genotipa. Prikazivanjem više od jedne norme reakcije (dva ili više genotipova) možemo analizirati i razumeti potencijal za evolucione promene fenotipske plastičnosti (Slike 2 C, D i E). Ukoliko se norme reakcije dva genotipa razlikuju ne samo po “visini” već i po nagibu, tj. stepenu plastičnosti (Slika 2 E) i pravcu funkcionalne zavisnosti, tada se može zaključiti da za analiziranu karakteristiku u grupi genotipova postoji genetička varijabilnost (za srednju vrednost osobine), fenotipska plastičnost i genetička varijabilnost fenotipske plastičnosti. Na prikazanoj slici može se uočiti da obe norme reakcije pokazuju isti obrazac plastičnosti (sa povećanjem sredinske vrednosti povećava se i vrednost osobine), ali da se stepen plastičnosti analizirane osobine razlikuje između genotipova (veličine nagiba normi reakcija su različite). Genetička varijabilnost fenotipske plastičnosti suštinski podrazumeva da genotipovi na različite načine, promenom vrednosti osobine, reaguju na iste sredinske varijacije, tj. da se funkcije njihovih normi reakcije međusobno seku. Različitost između genotipova u odgovoru na promenu sredine može se uočiti i preko komponente ukupne fenotipske varijanse koja se označava kao *interakcija genotipa i sredine*, i predstavlja karakteristiku populacije ili grupe genotipova (Falconer 1990). Međutim, mora se naglasiti da veliki

značaj ove komponente u ukupnom fenotipskom variranju osobine može biti uočen i u slučaju kada se opsezi variranja fenotipske vrednosti analizirane osobine značajno razlikuju između životnih sredina, iako se norme reakcije genotipova u analiziranim životnim sredinama ne ukrštaju.

Analizom prikazanih grafika (Slika 2) može se razjasniti još jedan važan biološki koncept – *heritabilnost osobine*. Heritabilnost u širem smislu predstavlja meru genetičke varijabilnosti određene osobine u odnosu na ukupnu fenotipsku varijabilnost. Pod heritabilnošću u užem smislu podrazumeva se udeo aditivne komponente genetičke varijanse u ukupnoj fenotipskoj varijansi (Falconer 1981). Budući da heritabilnost osobine zavisi, između ostalog, i od učestalosti gena u populaciji, očekivano je da će postojati razlike u heritabilnosti iste fenotipske karakteristike između različitih populacija iste vrste i/ili između različitih perioda vremena u jednoj populaciji (Falconer 1981). Pravci evolucionih promena svake populacije pod uticajem evolucionih mehanizama (prirodna selekcija, genetički drift, mutacije) ili drugih procesa, kao što su sistemi ukrštanja (npr. asortativno ukrštanje) mogu se značajno razlikovati. Na osnovu heritabilnosti može se proceniti brzina promene učestalosti genotipova i fenotipova između generacije roditelja i generacije potomaka (Falconer 1981; Lande i Arnold 1983), tj. koliki je očekivan odgovor na selekciju. Međutim, svako predviđanje evolucionog odgovora korelisano sa adaptivnom vrednošću zahteva da nivo heritabilnosti ostane konstantan kroz generacije (Lande i Arnold 1983). Ukoliko je intenzitet selekcije mali i brojnost populacije visoka, genetička varijansa i kovarijansa ostaće relativno konstantne kroz vreme (Lande 1980). Ipak, veliki broj empirijskih podataka ukazuje da prostorna i vremenska heterogenost sredine može promeniti veličinu genetičke varijanse i kovarijanse i tako uticati na veličinu heritabilnosti (Mazer i Schick 1991a i 1991b; Simons i Roff 1994; Hofmann i Merila 1999; Charmantier i Garant 2005). Na Slici 2 E može se uočiti da norme reakcije različitih genotipova konvergiraju na levoj strani sredinskog

gradijenta, pa će i procenjena heritabilnost u takvim uslovima životnog staništa biti mala. Sa druge strane, heritabilnost je veća u delu sredinskog gradijenta gde je razlika između prosečnih fenotipskih vrednosti genotipova veća (razmaknute norme reakcije na desnoj strani). Ako se vrednost heritabilnosti menja u zavisnosti od uslova životne sredine, tada je i efekat selekcije sredinski-specifičan za datu osobinu. Na primer, u jednom opsegu sredinskih faktora selekcija može biti neefikasna (levo, Slika 2 E), dok je očekivan odgovor osobine na selekciju u drugoj životnoj sredini znatno veći (desno, Slika 2 E). Takodje, identitet genotipova koje selekcija favorizuje u različitim sredinama može biti različit (Mazer i Schick 1991 a, b).

Fenotipska plastičnost je osobina za sebe, koja ima svoju genetičku osnovu i koja varira u prirodnim populacijama (Winn i Evans 1991). Samim tim, i za fenotipsku plastičnost može se proceniti veličina heritabilnosti. Heritabilnost plastičnosti se procenjuje kao odnos između interakcije genotip-sredina i ukupne fenotipske varijanse (Scheiner i Lyman 1989).

Kvantifikovanje plastičnosti, kao karakteristike genotipa, podrazumeva specifičan eksperimentalni dizajn u kome se po nekoliko članova genetički srodne grupe (npr. klon, inbred linija, braća i sestre (engl. full-sibs) ili polubraća i polusestre (engl. half-sibs)) gaje u različitim tretmanima (npr. različiti intenziteti svetlosti).

U literaturi se može pronaći veliki broj parametara za kvantifikovanje fenotipske plastičnosti. Jednostavne numeričke mere plastičnosti su: 1. opseg, varijansa i koeficijent varijacije određene osobine između sredina (Schlichting 1986); 2. indeks plastičnosti i koeficijent varijacije indeksa plastičnosti (Cheplick 1995).

Analiza varijanse je glavni metod statističke analize fenotipske plastičnosti i tesno je povezan sa njenim grafičkim prikazom tj. normom reakcije (Slika 2). Ova povezanost proizlazi iz direktnog odnosa osobina diagrama norme reakcije genotipova i interpretacije efekata u analizi varijanse.

Najjednostavniji model analize varijanse koji se koristi u studijama plastičnosti može se prikazati na sledeći način (Pigliucci 2001):

$$\sigma_p^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2 + \sigma_{G \times E}^2 + \sigma_{err}^2,$$

gde je σ_p^2 ukupna fenotipska varijansa, σ_G^2 je komponenta varijanse uzrokovana razlikama izmedju genotipova nezavisno od sredinskog variranja, σ_E^2 je komponenta fenotipske varijanse uslovljena efektom sredinskih razlika na genotip, $\sigma_{G \times E}^2$ je interakciona komponenta varijanse, što podrazumeva različite plastične odgovore genotipova na promenu sredinskih uslova, dok σ_{err}^2 predstavlja rezidualnu varijansu koja uključuje eksperimentalnu grešku, mikrosredinski uzrokovanu fenotipsku varijabilnost i sve ostalo što se ne može pripisati glavnom ili interakcionom efektu.

Genetička varijansa, σ_G^2 predstavlja meru prosečnog rastojanja normi reakcija izmedju genotipova. Ukoliko se norme reakcije razilaze u bilo kojoj sredini (ili eksperimentalnom tretmanu) dobićemo značajnu σ_G^2 komponentu u analizi varijanse. Sredinska varijansa, σ_E^2 će biti statistički značajna kada bar neki od genotipova ispoljavaju različite fenotipove u različitim sredinama, tj. kada sugenotipovi plastični. Interakciona varijansa, $\sigma_{G \times E}^2$ pokazuje količinu genetičke varijabilnosti plastičnosti i značajna je kada norme reakcije imaju različite nagibe. U nekim slučajevima analiza varijanse ne pokazuje značajnu interakcionu komponentu iako postoji ukrštanje normi reakcija tj. nemaju isti nagib. Falconer (1990) navodi da kada se populacija sastoji iz većeg broja genotipova koji imaju različite norme reakcije, tada procenjeni populacioni parametri zavise od preovladjujućeg odnosa normi reakcija. Po Scheiner-u (1993) veličina interakcione komponente genotip-sredina zavisi od dva aspekta variranja: razlika u veličini genetičkog variranja unutar svakog tretmana i razlika izmedju tretmana u rasporedu genotipova prema njihovoj fenotipskoj vrednosti osobine.

Plastičnost se može izraziti i preko korelacije ili kovarijanse iste osobine u dva ili više tretmana. U ovom pristupu (pristup “stanja karakteristike”) ekspresija iste osobine u dve ili više sredina smatra se različitim osobinama koje su genetički korelisane (Falconer 1952; Via 1984). I ovaj metod, kao i analiza varijanse, meri količinu variranja fenotipske plastičnosti, ali ne opisuje način variranja. U ovom smislu, korelacija meri stepen u kome fenotipska ekspresija neke osobine u dve ili više sredina ima istu genetičku osnovu uslovljenu bilo plejotropnim efektima gena, bilo gametskim disekvilibrijumom alela različitih genskih lokusa (vezano nasledjivanje gena). Visoka genetička korelacija izmedju sredina ukazuje da isti aleli ili grupa alela utiču na isti način na stanje karakteristike u različitim sredinama. Ako je genetička korelacija izmedju dva stanja karakteristike jednaka +1, to znači da isti aleli ili grupe alela proporcionalno doprinose fenotipskoj vrednosti stanja karakteristike u svakoj sredini. Nasuprot tome, ukoliko genetičke korelacije imaju vrednost izmedju +1 i -1, može se zaključiti da je ekspresija fenotipa u različitim sredinama determinisana ili delimično različitim alelima ili istim alelima sa različitim delovanjem na datu osobinu, zavisno od uslova sredine. Interakcija izmedju genotipa i sredine ekvivalentna je genetičkoj varijabilnosti u fenotipskoj plastičnosti, a njena veličina odražava nivo genetičkih korelacija izmedju stanja karakteristike u različitim sredinama. Ako je korelacija izmedju stanja karakteristika manja od jedinice, evolucija ove osobine u svakoj od sredina biće delimično nezavisna (Via 1984).

Većina osobina koje imaju nesporan značaj za evoluciju i adaptiranje na specifične životne uslove imaju kompleksnu poligensku genetičku osnovu. Raspodela učestalosti fenotipova ovakvih osobina u populaciji najčešće odgovara tzv. normalnoj raspodeli koja rezultira iz istovremene segregacije većeg broja gena sa pojedinačno malim efektima na fenotip. Varijabilnost ovih osobina u prirodnim populacijama uslovljena je delovanjem tri faktora: genetičkim razlikama, heterogenošću sredine koja deluje na razviće i slučajnim promenama u razviću ili razvojnim šumom (Bradshaw 1965; Via 1993; Scheiner 1993).

Smatra se da su plejotropija i gametski disekvilibrijum (neslučajna kombinacija alela različitih genskih lokusa unutar gameta) osnovni uzroci genetičke kovarijanse ovih osobina. Intenzitet zajedničkog variranja para osobina odražava stepen u kome se one nalaze pod uticajem iste kombinacije gena. Posledica slične genetičke osnove korelisanih osobina i/ili vezanog nasledjivanja gena koji učestvuju u determinaciji ovih osobina, jeste evolucionarna promena ne samo one osobine koja je pod direktnim delovanjem selekcije, već i svih osobina koje su sa njom korelisane (Falconer 1981, Via i Lande 1985, Pigliucci 2001.). Evolucione implikacije korelisanih promena osobina kroz vreme su dvostruke. Genetičke korelacije utiču istovremeno i na stopu i na pravac fenotipske evolucije. Ako je genetička korelacija između osobina istovremeno selekcionisanih za povećanje fenotipske vrednosti pozitivna, one će se mnogo brže menjati nego što se očekuje za svaku osobinu pojedinačno. Nasuprot tome, negativna genetička kovarijansa između osobina selekcionisanih za povećanje fenotipske vrednosti usporiće njihovu evoluciju, čak i ako postoji genetička varijabilnost za svaku od ovih osobina. Naravno, ukoliko neka poligenska osobina nije genetički varijabilna, evolucionarni odgovor na selekciju će izostati (Via i Lande 1985). Slično koeficijentu heritabilnosti, genetička korelacija poligenskih osobina može se matematički prikazati kao količnik između aditivne genetičke kovarijanse i geometrijske sredine aditivnih genetičkih varijansi. U tom obliku, pojedinačne vrednosti genetičkih korelacija opisuju korespondenciju između aditivnih efekata gena dve različite osobine. Kao i u slučaju genetičke varijanse, odgovor na pitanje o prostorno-vremenskoj stabilnosti genetičke kovarijanse je veoma kontroverzan. Iako postoje eksperimentalni rezultati koji ukazuju na sličnost kovarijacionih matrica konspecijskih populacija (Arnold 1981; Riska 1985; Cheverud 1989), sve je veći broj publikovanih radova u kojima se došlo do suprotnih zaključaka (Via 1984; Schlichting 1989a; Tucić i sar. 1990; Hebert i sar. 1994).

Postoje brojni uzroci koji mogu dovesti do promene intenziteta i/ili znaka genetičkih korelacija. Jačina genetičkih korelacija između parova osobina može biti zavisna od faze razvića biljke (Roach 1986), sredinskih uslova pod kojima su korelacije merene (Schlichting 1989a; Brawn 1991; Gebhardt i Stearns 1993; Hebert i sar. 1994; Tucić i sar. 1990), veličine uzorka (Stearns i sar. 1991), kao i od promene u učestalostima gena (Falconer 1981).

1.2. Ontogenetska plastičnost

Evolucija na genetičkom nivou predstavlja promenu učestalosti genskih alela u populaciji kroz vreme. Iako je jasno da sveobuhvatan pogled na fenotipsku evoluciju mora uključiti tri aspekta fenotipske varijabilnosti: genetiku, razviće i sredinu, većina istraživanja fokusirana je na genetičke aspekte evolucije. Fenotip je rezultat složenih interakcija između gena i sredine tokom procesa razvića. Bradshaw (1965) je napisao da “se plastičnost mora razmatrati u odnosu na specifične sredinske efekte u određenoj fazi razvića”. Takođe, on dalje navodi da iako plastičnost može biti fiziološka, morfološka, ili u formi ponašanja, svi ovi tipovi su u suštini proizvod razvića. Da li će neka karakteristika fenotipa moći da odgovori na sredinske promene zavisi od fleksibilnosti razvojnog puta te osobine (Via 1987; Schlichting i Pigliucci 1998). Stoga, da bismo preciznije razumeli šta usmerava i ograničava evoluciju fenotipske plastičnosti, neophodno je fenotipsku plastičnost proučavati kroz prizmu razvića organizama (West-Eberhard 1989; Van Tienderen 1990; Sultan 1995; Watson i sar. 1995; Schlichting i Pigliucci 1998). Svaka osobina organizma jeste proizvod interakcije gena i osobina ispoljenih tokom ranijih faza razvića i ne može se odvojiti od konteksta sredine u kojoj se razviće odvijalo (Pigliucci i sar. 1996). Osetljivost organizma na sredinske promene može se menjati tokom razvića (Schlichting 1986). Takođe, pravac i intenzitet plastičnih odgovora mogu zavisiti od stadijuma razvića (Schlichting 1986; Pigliucci i Schlichting 1995). I pored ovih saznanja, u

istraživanjima fenotipske plastičnosti često se zapostavlja ovaj razvojni aspekt. Na primer, iako je nesporno da je norma reakcije adulta rezultat modifikacija ranijih faza razvića, procene plastičnosti se najčešće baziraju na adultnim jedinkama (Pigliucci i Schlichting 1995). U razmatranjima fenotipske plastičnosti moramo uzeti u obzir da naši rezultati mogu značajno zavisiti od toga u kojoj fazi razvića smo merili plastičnost (Schlichting 1986). Pošto se vreme razvojnih događaja različitih osobina organizma razlikuje, i uticaj razvića na plastičnost zavisi od osobine koju pratimo. Weiner i sar. (1997) su kod biljke *Centaurea maculosa* uočili da prisustvo kompeticije ne utiče na rast klijanaca tokom prvih par nedelja ali da snažno utiče tokom kasnijih faza razvića. Gedroc i sar. (1996) su u svom radu otkrili da kod vrsta *Abutilon theophrasti* i *Chenopodium album*, alokacija biomase zavisi od količine hranljivih materija samo tokom ranih faza razvića, dok stopa rasta odgovara na istu sredinsku promenu tokom čitavog razvića. Odgovor biljaka na svetlost takodje može zavisiti od faze razvića i od tipa sredinskih promena. Jurik i saradnici (1979) su transplantirali biljke *Fragaria virginiana* izmedju svetlog i tamnog svetlosnog tretmana i potom merili promene anatomije lista i stope fotosinteze. Sposobnost plastičnog odgovora svih osobina opadao je tokom razvića, ali su listovi reagovali različito zavisno od tipa transplantacije. Listovi biljaka koje su prebačene sa visokog na nizak intenzitet svetlosti pokazivali su odlike tipične za listove niskog intenziteta svetlosti, dok listovi jedinki transplantiranih sa niskog na visoki intenzitet svetlosti nisu u potpunosti odgovorili na novu svetlosnu sredinu. Causin i Wulff (2003) su pratili odgovor biljaka tokom različitih faza razvića u uslovima izmenjenog kvaliteta svetlosti (odnos crvene/tamnocrvene svetlosti) kod vrste *Chenopodium album*. Prema njihovim rezultatima, plastični odgovor (visina biljke i dužina internodije) smanjuje se sa starošću biljaka. Budući da selekcija deluje na jedinku tokom čitavog životnog ciklusa, analiza adultnog fenotipa nije dovoljna da objasni fenotipsku evoluciju. Dva koncepta su

značajno doprinela razumevanju i uvažavanju razvojnog aspekta plastičnosti tokom poslednjih dvadesetak godina:

1. Organizam nije okarakterisan sredinski nepromenljivim fenotipom, već normom reakcije koja opisuje način na koji genotip proizvodi fenotip kao odgovor na životnu sredinu. Takodje, interakcija genotipa i sredine prepoznata je kao važna komponenta u razumevanju evolucije (Pigliucci 2001).

2. Ontogenija je dinamički proces koji može i zasigurno jeste generisao značajan deo filogenetske različitosti vrsta. Promene u vremenu i mestu delovanja gena (heterohronija i heterotopija) smatraju se veoma značajnim načinom za promenu adultnih fenotipova u relativno kratkim periodima vremena (Schlichting and Pigliucci 1998).

Iako je jasno da norme reakcije jesu proizvod razvojnih procesa, kao i da sredinska heterogenost može menjati ontogenetske putanje, ova dva koncepta su tek u novije vreme istraživana u okviru istog eksperimentalnog sistema (Coleman i sar. 1994; Pigliucci i Schlichting 1995; Pigliucci i sar. 1997; McConnaughay i Coleman 1998; Huber i sar. 1999; Sachs 2002; Cheplick 2003).

Ontogenetske putanje predstavljaju krive koje opisuju deo ili ceo tok razvića osobine tokom vremena (Pigliucci i Schlichting 1995). Kombinacijom genetičkog, razvojnog i sredinskog aspekta fenotipa dobijamo tro-dimenzionalnu normu reakcije. Takva razvojna norma reakcije opisuje odgovor genotipa na sredinske promene tokom razvića. Razviće uključuje sve razvojne događaje, i u kvantitativnom i u kvalitativnom smislu, koji se dešavaju od jedne ćelije do adultnih stadijuma, i možemo ga opisati kao kontinuiranu normu reakcije čitavog genotipa (Schlichting i Smith 2002).

Iako je teorijski nesporno pokazano da fenotipska plastičnost predstavlja razvojni fenomen, do sada se mali broj empirijskih studija plastičnosti bazirao na istraživanju uticaja sredinskih faktora na fenotip tokom različitih faza individualnog razvića, posebno

uz razmatranje promena kvantitativno-genetičkih parametara (Schlichting i Pigliucci 1998). U ovom radu, najveća pažnja posvećena je upravo dinamici razvojnih puteva koji vode formiranju specifičnih fenotipova, a nalaze se pod uticajem spoljašnjih faktora sredine. Konkretno, analizirana je zavisnost ontogenetskih putanja od količine svetlosti pod kojom se razviće biljaka odvijalo. Ovakav pristup je bio važan iz nekoliko razloga:

1. Norme reakcija u adultnim fazama pokazuju složen obrazac – različiti genotipovi karakterišu se normama reakcije različite visine (različite srednje vrednosti fenotipova između sredina) i oblika (razlike u plastičnostima). Razumevanje načina na koji norme reakcija divergiraju tokom razvića može pojasniti razvojnu biologiju plastičnosti koja može zavisiti od faze razvića i, takodje, može varirati između genotipova, populacija ili vrsta (Pigliucci i Schlichting 1995; Pigliucci i sar. 1997; Huber 1999; Bell i Sultan 1999).

2. Selekcija deluje u različitim fazama razvića pa je poznavanje varijabilnosti fenotipske plastičnosti u kritičnim razvojnim fazama potencijalno važnije od poznavanja parametara varijabilnosti na adultnim stupnjevima (Tucić i sar. 2006).

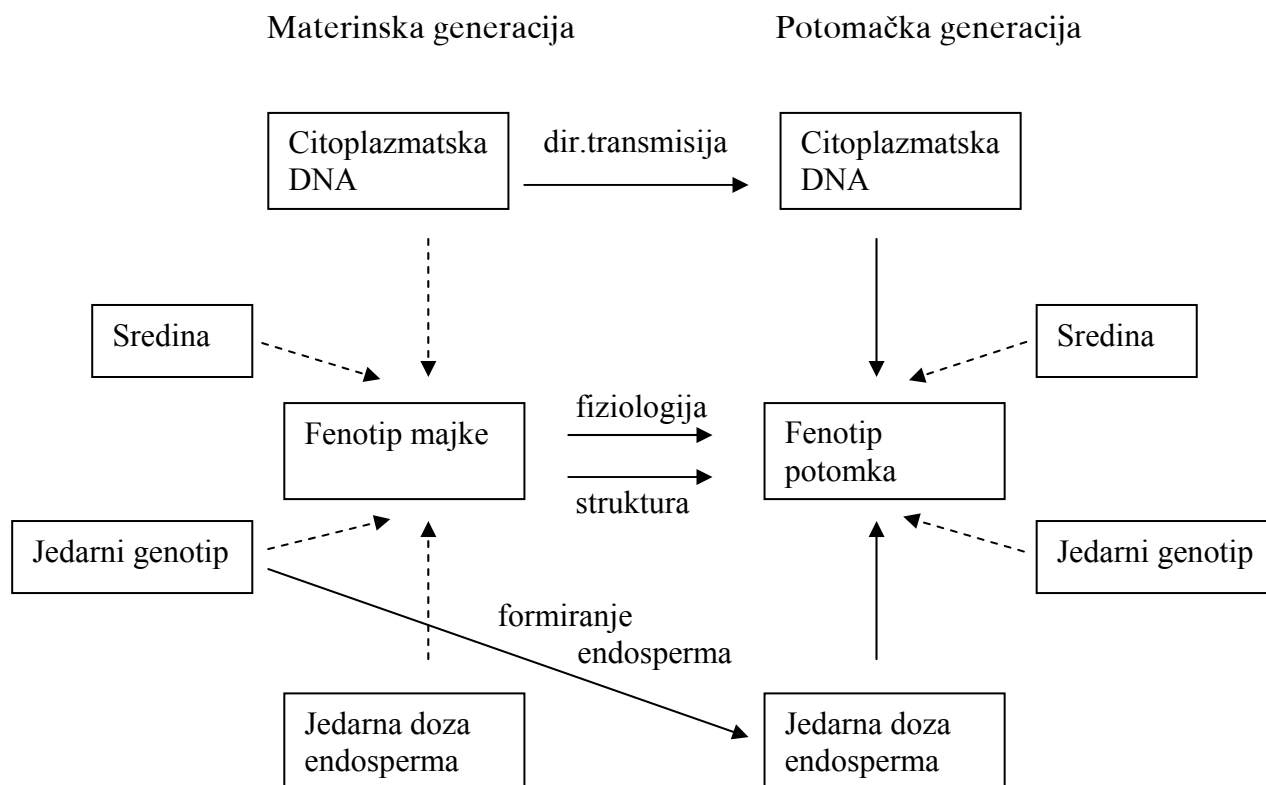
3. Korelacije između osobina koje čine kompleksan fenotip, mogu se menjati kako pod uticajem sredinskih faktora, tako i tokom čitavog razvića (Cheplick 1995). Poznavanje složenog zajedničkog dejstva ontogenetske dimenzije i promenljive sredine na oblikovanje genetičkih korelacija, predstavlja osnovu za razumevanje načina nastanka kompleksnih fenotipova u adultnim fazama, kao i njihove evolucije, budući da genetičke korelacije ukazuju na moguća ograničenja nezavisne evolucije različitih osobina (Via 1987; Schlichting 1989b).

1.3. Materinski efekti

Rani mortalitet i uspostavljanje kompetitivne hijerarhije kod klijanaca, veoma su česti faktori koji značajno utiču na adaptivnu vrednost biljaka (Schmitt i Antonovics 1986). Mnoge osobine koje determinišu uspeh klijanaca, uključujući način rasejavanja,

dormanciju i veličinu semena, nalaze se u velikoj meri pod kontrolom materinskih biljaka (onih na kojima se formira seme), usled čega njihov uticaj na populacionu dinamiku može biti veoma značajan (Cooper i MacDonald 1970; Weis i sar. 1987).

Iako, u genetičkom smislu, doprinos svakog roditelja predstavlja polovinu ukupnog genetičkog materijala potomka, roditelji mogu imati i veći uticaj na razviće potomstva putem promene kvaliteta i kvantiteta resursa koji su namenjeni potomstvu (Susko i Lovett-Doust 2000; Galloway 2001 i Gianoli i Gonzalez-Teuber 2005). Najčešće, veći roditeljski doprinos ima majka, što je posledica anizogamije (ženski gameti su veći od muških). Važno je napomenuti da direktni roditeljski efekti na osobine potomaka nisu ograničeni isključivo na majke – i fenotip oca može takodje direktno da utiče na performansu potomaka (Giesel 1988; Lacey 1996; Mazer i Gorchov 1996; Galloway 2001 i Etterson i Galloway 2002). Materinski i/ili očinski efekat počinje kada roditeljski genotip odgovara na neki stimulus. Ovaj odgovor indukuje prenos informacije duž jednog ili više metaboličkih puteva, koji kao odgovor mogu imati genetičku komponentu (Kirkpatrick i Lande 1989 i Cowley i Atchley 1992). Materinski i/ili očinski efekat predstavlja krajnji rezultat ovog prenosa informacije tj. fenotipsku modifikaciju jedne ili više osobina potomaka (Lacey 1998). Materinski efekat je doprinos majke fenotipu potomaka izvan jednakog hromozomskog doprinosa koji očekujemo od svakog roditelja (Roach i Wulff 1987). Lacey predlaže sledeću definiciju roditeljskih efekata (Lacey 1998): “*Roditeljski efekat je uticaj roditelja na fenotip potomaka koji se ne može pripisati isključivo genotipu potomaka, direktnom delovanju neparentalne komponente potomačke sredine ili njihovoj kombinaciji*”, pri čemu se iz ovog efekta isključuje delovanje vanjedarnih gena. Roach i Wulff (1987) razlikuju tri različite klase materinskih efekata: citoplazmatsko-genetičke, endospermisko-jedarne i materinsko-fenotipske (Slika 3):



Slika 3. Shematski prikaz uticaja različitih kategorija materinskih efekata i drugih faktora (genetičkih i sredinskih) na fenotip potomstva.

Citoplazmatsko-genski materinski efekti vode poreklo od plastida i mitohondrija, čiji se uticaj na razviće potomstva ostvaruje tokom čitave ontogenije, a prenose se direktno sa materinske biljke tokom formiranja ovule u procesu koji je nezavisan od jedarnih gena. Druga klasa materinskih efekata potiče od endosperma. Kod velike većine skrivenosemenica tokom formiranja semena odvija se višestruka fertilizacija, koja kao rezultat ima triploidni endosperm koji sadrži dva kompleta gena od majke i samo jedan komplet gena od oca. S obzirom da endosperm sadrži brojne enzime neophodne za početak razvića, i da je značajan izvor hrane za embrion, ova razlika u broju roditeljskih gena ima značajan efekat na fenotip potomaka. Treća klasa materinskih efekata jesu fenotipski, poreklom su od sredine ili genotipa majke, a ostvaruju se preko strukture ili funkcije materinskih tkiva. Tkiva koja se nalaze oko embriona i endosperma materinskog su porekla (integument i zid ovarijuma kao i strukture koje formiraju na plodu) i značajni su za dormantnost semena, rasejavanje i klijanje (Sultan 1996; Lacey i

sar. 1997; Galloway 2001). Variranje ovih osobina može uticati na kasniji fenotip biljaka (Roach i Wulff 1987).

Materinski efekti su prisutni kod različitih vrsta biljaka i životinja i često značajno doprinose fenotipskom variranju mnogih osobina, posebno onih koje se ispoljavaju u ranim fazama razvića (Roach i Wulff 1987; Rossiter 1996; Sultan 1996; Donohue 1998; Mousseau i Fox 1998). Utvrđeno je da temperatura kojoj je izložena majka ima značajan uticaj na masu semena kod vrste *Plantago lanceolata* (Lacey i sar. 1997). Biljke vrste *Polygonum persicaria* izložene nižim intenzitetima svetlosti formiraju semena sa tanjim perikarpom, što kao posledicu može imati ubrzano klijanje tj. bolje kompetitivne sposobnosti pri nižim intenzitetima svetlosti (Sultan 1996). I hemijski sastav semena takodje može biti pod uticajem materinske sredine – biljke vrste *Brassica rapa* koje su gajene na visokom intenzitetu UV-B zračenja formiraju semena čiji omotači imaju povećanu koncentraciju UV-absorbirajućih supstanci, čime se efikasnije štiti embrion (Griffen i sar. 2004). Pošto mortalitet u ranim fazama razvića često značajno doprinosi variranju adaptivne vrednosti u populaciji, proučavanje doprinosa materinskih efekata genetičkoj arhitekturi osobina važnih za preživljavanje klijanaca može biti značajan za razumevanje evolucione genetike biljaka (Wolf 2000).

Novije kvantitativno genetičke studije su pokazale da materinski efekti na fenotip i adaptivnu vrednost potomaka mogu biti sredinskog ili(i) genetičkog porekla (Cheverud 1984; Kirkpatrick i Lande 1989). Lacey (1996) smatra da različiti tipovi materinskih efekata mogu imati različite evolucione posledice. Iz tog razloga Rossiter (1996) predlaže korišćenje dva termina: “materinska genetička nasledljivost” ili “materinska aditivna nasledljivost” i “materinski sredinski efekti” koji se odnose na komponentu naslednih sredinskih efekata (Cheverud 1984).

Teorijski, sredinski stimulus koji dovodi do materinskih sredinskih efekata može voditi poreklo iz bilo kog perioda života majke: perioda pre formiranja gameta, tokom

formiranja gameta, tokom procesa oplodnje ili tokom sazrevanja semena (period ranog embrionalnog razvića potomstva) (Lacey 1991). Odgovor majke na sredinski stimulus može biti trajan ili prolazan (Lacey 1998). Ispoljavanje materinskih sredinskih efekata može zavistiti od sredine u kojoj se nadje potomstvo (Stratton 1989; Weiner i sar. 1997; Wulff i sar. 1999). Drugim rečima, materinski efekti mogu izmeniti obrasce plastičnih odgovora potomaka (Rossiter 1998; Gianoli i Gonzalez-Teuber 2005). Načini na koje sredinski stimulus dovodi do sredinskih materinskih efekata takodje mogu biti različiti: 1. odgovor majke na sredinski uticaj može se preneti na potomstvo preko materinskog tkiva koje se zajedno sa tkivom potomka prenosi u sledeću generaciju, na primer omotač semena (Roach i Wulff 1987; Leubner-Metzger 2002; Griffen i sar. 2004); 2) sredinski stimulus na roditeljsku jedinku može uticati na razviće potomstva preko molekula koji se transportuju iz materinskih ćelija u ćelije potomaka, na primer preko citoplazme i proteina koji regulišu ekspresiju gena (Preuss 1999; Springer i sar. 2000).

Materinski sredinski efekti (uticaj materinske sredine na fenotip potomaka) su evolucionim biolozima značajni iz dva razloga. Prvo, materinski efekti mogu značajno uticati na selekcionu odgovor potomaka (Kirkpatrick i Lande 1986; Rasanen i Kruuk 2007), a drugo materinski sredinski efekti se mogu posmatrati kao poseban oblik fenotipske plastičnosti - *intergeneracijska fenotipska plastičnost*. Ovim terminom označava se fenotipski odgovor potomaka na promenu sredine koja se desila u roditeljskoj generaciji (Alexander i Wulff 1985; Schmitt i sar. 1992; Lacey 1996; Rositer 1996; Tucić i Avramov 1996; Andalo i sar. 1999; Etterson i Galloway 2002). Promena sredinskih faktora u materinskoj generaciji često izaziva različite odgovore kod njihovih potomaka pa se ovo može smatrati interakcijom materinskog genotipa i materinske sredine, tj. predstavlja varijabilnost fenotipske plastičnosti koja se ispoljava u dve generacije (Lacey 1996 i Sultan 1996).

Iako se postojanje materinskih efekata ne dovodi u pitanje, još uvek postoje brojni statistički i eksperimentalni problemi vezani za detekciju i merenje materinskih efekata (Roff 1998). Već je navedeno da se materinski efekti mogu široko definisati kao bilo koje fenotipsko variranje potomaka koje je posledica fenotipa majke a ne genetičke konstitucije potomaka. Takodje, ovi efekti mogu imati direktnu genetičku osnovu ili biti potpuno sredinski odredjeni preko plastičnih odgovora roditeljskog genotipa. Takodje fenotipski odgovor potomaka može biti uslovljen i interakcijom izmedju gena koji kontrolišu materinske efekte i genotipa potomaka (Rasanen i Kruuk 2007). Pošto veličina i interpretacija uzroka materinskih efekata zavise od eksperimentalnog dizajna, kao i od matematičkog modela koji se koristi, za njihovu procenu ne postoji jedinstvena statistička definicija materinskih efekata (Tucić 1998). Načelno, postoje dva tipa eksperimentalnog dizajna koji se koriste u istraživanjima materinskih efekata (Roff 1998). Prvi tip su eksperimenti čijom primenom je moguće detektovati postojanje materinskih efekata, ali se ne može odrediti njihova genetička osnova, dok drugi tip eksperimenta omogućava procenu nekih ili svih komponenti genetičke varijanse i kovarijanse materinskog efekta.

Procena materinske komponente genetičke varijanse zahteva informacije o srodničkim odnosima izmedju jedinki u populaciji, slično analizama bilo koje komponente fenotipskog variranja. Ovaj pristup podrazumeva postojanje jedinki koje su u različitom stepenu srodstva (različiti tipovi srodničkih odnosa), kao što su braća i sestre (full sibs), polubraća i polusestre (half sibs), recipročni srodnici, potomstvo nastalo samooprašivanjem itd. Pošto različiti uzročni faktori u različitoj meri doprinose sličnostima izmedju jedinki manjeg ili većeg stepena srodstva, povećanjem broja srodničkih odnosa u jednom eksperimentu povećavamo broj komponenti varijanse koje je moguće proceniti.

Najjednostavnija eksperimentalna procedura za procenu materinskih efekata na fenotip potomaka jeste recipročno ukrštanje izmedju dve hermafroditne jedinke, gde se

svaka koristi i kao otac i kao majka. Pošto recipročni parovi imaju sličan jedarni genetički doprinos potomstvu, svaka razlika u srednjim vrednostima između recipročnih (materinskih) grupa potomaka može se pripisati uticaju materinskih faktora.

Opšti model za fenotipsku varijansu osobina praćenih na grupama potomaka dobijenih recipročnim ukrštanjima parova roditelja može se izraziti na sledeći način:

$$V_z = V_s + V_m(s) + V_e,$$

gde je V_s komponenta varijanse koja opisuje razlike između familija (potomstvo istog para roditelja), $V_m(s)$ je komponenta varijanse koja opisuje razlike između materinskih grupa unutar familija (potomstvo iz direktnog ili povratnog ukrštanja), i V_e je varijansa greške. Varijansa $V_m(s)$ je varijansa koja kvantifikuje materinske efekte.

Udeo materinskih efekata može se kvantifikovati kao odnos između materinske varijanse i ukupne fenotipske varijanse, koeficijent materinskog efekta – m^2 (Weis i sar. 1987; Tucić i Avramov 1994; Tucić i Avramov 1996). Step en variranja materinskih efekata različitih osobina moguće je prikazati koeficijentom materinske varijacije – CV_M (Houle 1992; Tucić i Avramov 1994).

Parametri materinskih efekata dobijeni iz recipročnih ukrštanja parova roditelja ne mogu odvojiti genetičke materinske efekte od sredinskih materinskih efekata na potomstvo. Razdvajanje ovih komponenti zahteva praćenje fenotiskog variranja različitih srodničkih grupa u eksperimentu tokom najmanje tri uzastopne generacije (Platenkamp i Shaw 1993).

Sledeći korak u analizi materinskih efekata podrazumeva korišćenje informativnijih eksperimentalnih procedura kao što su dialelski (sva moguća ukrštanja jedne grupe roditelja) i recipročni faktorski dizajn (ukrštanja između dve grupe roditelja). Dialelska i slične eksperimentalne procedure imaju dugu istoriju korišćenja u poljoprivredi, a njihova primena za proučavanje variranja u prirodnim populacijama započeta je znatno kasnije (Waser i sar. 1995). Ovi tipovi eksperimentalnog dizajna

omogućavaju, pre svega, razdvajanje materinskih efekata nastalih usled razlika između recipročnih ukrštanja od onih koji su posledica interakcije genotipa potomaka i materinskih efekata (Roach i Wulff 1987). Navedene interakcije označavaju se terminom “recipročni specifični efekti” (Roach i Wulff 1987) i mogu se proceniti koristeći specifičnu eksperimentalnu i matematičku proceduru (videti Cockerham i Weir 1977). Pomoću ovog modela, dobijena varijansa potomaka razlaže se na šest komponenti, što je maksimalan broj komponenti koje je moguće dobiti iz eksperimentalnog dizajna koji uključuje samo dve generacije.

Cockerham i Weir su za biološke sisteme predložili “bio-model” gde se ukupni efekti roditelja na variranje potomaka, G_{ij} mogu se izraziti na sledeći način:

$$G_{ij} = n_i + n_j + t_{ij} + m_i + p_i + k_{ij}$$

gde n_i i n_j predstavljaju jedarni doprinos roditelja, $t_{ij} = (nn)_{ij}$ je interakcija jedarnih efekata, m_i je materinski vanjedarni efekat, p_i predstavlja očinski vanjedarni efekat i $k_{ij} = (nm)_{ii} + (np)_{ij} + (nm)_{ji} + (np)_{ii} + (mp)_{ij}$ + interakcije višeg reda.

Totalna fenotipska varijansa potomaka se na osnovu ovog modela može podeliti na sledeći način:

$$V_P = V_A + V_D + V_{Mat} + V_{Pat} + V_K + V_E$$

gde je V_P ukupna fenotipska varijansa; V_A je aditivna genetička varijansa, tj. varijansa koja opisuje varijabilnost aditivnog doprinosa alela jedarnih gena fenotipskoj vrednosti osobine; V_D je varijansa dominanse ili neaditivna komponenta genetičke varijanse, tj. varijansa nastala zbog intra- i intergenskih interakcija alela jedarnih lokusa; V_{Mat} je materinska varijansa nastala zbog variranja kojima uzrok nisu jedarni geni – citoplazmatskih ili materinskih sredinskih faktora; V_{Pat} je analogna očinska varijansa; V_K je varijansa uzrokovana roditeljskim interakcijama a koje nisu interakcije između jedarnih gena; V_E je sredinska komponenta ukupne varijanse.

Uzimajući sve navedeno u obzir, nameće se zaključak da i ovaj obrazac fenotipske plastičnosti može evoluirati kao odgovor na prirodnu selekciju (Lacey 1996; Platenkamp i Shaw 1993; Weiner i sar. 1997; Donohue i Schmitt 1998).

Iako je postojanje materinskih efekata odavno poznato (Evenari 1984; Aleksander i Wulff 1985; Roach i Wulff 1987; Booth 1990; Biere 1991; Dormling i Johnsen 1992), proučavanja materinskih efekata i njihovog potencijalnog ekološkog i evolucionog značaja posebno su dobila na intenzitetu posle uticajnih radova Marka Kirkpatricka i Russella Landea (Kirkpatrick i Lande 1989; Lande i Kirkpatrick 1990). Danas se materinski efekti smatraju veoma važnim za adaptivnu vrednost potomaka (Wulff i sar 1999), populacionu dinamiku i kvalitet populacije (Wulff 1986; Rossiter 1994; Donohue 1998; Sinervo i sar. 2006), a smatra se i da mogu doprineti brzim evolucionim promenama u populaciji (Fox i sar. 1997; Rasanen i Kruuk 2007). U svakom slučaju, potpuno je sigurno da materinski efekti imaju brojne evolucione konsekvence što se može potvrditi i na najupečatljivijem primeru veštačke selekcije, gde je dobijen potpuno suprotan odgovor na selekcionu režim (Falconer 1965), usled ili negativne genetičke korelacije materinske performanse i fenotipa potomaka ili zbog negativnog sredinskog efekta materinske performanse na fenotip potomaka. Wade (1998) je pružio jasno i koncizno objašnjenje neobične evolucione dinamike materinskih efekata.

1.4. Uticaj svetlosti na razviće i evoluciju *Iris pumila*

Najveći broj eksperimentalnih istraživanja u kojima su praćeni veličina i obrazac plastičnih odgovora biljaka u odnosu na promenu intenziteta svetlosti, zasnivaju se na analizi rasta u dve različite svetlosne sredine, tako da su kvalitativni odgovori biljaka na intenzitet svetlosti dobro poznati. Znatno manje podataka postoji o tome kako individualni genotip tokom svog razvića reaguje na svetlosni gradijent, u kom delu svetlosnog gradijenta se ispoljavaju najveće vrednosti plastičnog odgovora i kako

konspekcije populacije poreklom iz kontrastnih svetlosnih sredina reaguju na različite intenzitete svetlosti.

Iris pumila je višegodišnja zeljasta vrsta koja se u prirodnim staništima nalazi u uslovima različitih svetlosnih režima, koje načelno možemo podeliti na otvorena staništa gde su biljke izložene punom sunčevom zračenju, i na zasenčena staništa u prizemnom delu različitih šumskih sastojina gde je intenzitet svetlosti smanjen (Tucić i sar. 1998). Svetlost je jedan od najvažnijih sredinskih faktora koji regulišu životni ciklus biljaka. Različiti aspekti svetlosti (količina, spektralni kvalitet, ugao pod kojim dolazi, dužina dana) registruju se specijalizovanim receptorima (Ballare 1999; Lin 2000; Morelli i Ruberti 2002) i indukuju promene fenotipa biljaka koje se najčešće mogu smatrati adaptivnim (Smitt i sar. 1999). Svetlost je ograničavajući faktor u fotosintezi i ima značajne efekte na razviće i izgled biljaka, pa utiče značajno na njihovu adaptivnu vrednost (Schmitt i Wulff 1993). Kod biljaka su tokom evolucije nastali različiti mehanizmi kojima se one prilagođavaju heterogenim svetlosnim uslovima (morfološki, fiziološki i biohemijski odgovori) (Bradshaw 1965; Bjorkman 1980; Valladares i Pearcy 1998; Schlichting i Pigliucci 1998; Sultan 2003; Poorter 2001). Eksperimenti radjeni na vrsti *I. pumila* u njenim prirodnim staništima, kao i pod kontrolisanim laboratorijskim uslovima pokazuju da genotipovi ove vrste ispoljavaju značajnu sposobnost da odgovore fenotipski na variranje svetlosnih uslova u kojima se nalaze (Tucić i Avramov 1996; Pemac i Tucić 1998; Tucić i sar. 1998; Tucić i sar. 1999). Neke fenotipske promene kao što su veća površina lista u zasenčenim nego na otvorenim staništima mogu se smatrati adaptivnom plastičnošću, budući da je ustanovljena veza izmedju variranja ove osobine i relativne adaptivne vrednosti saglasno funkcionalnim hipotezama adaptivne plastičnosti (Tucić i sar. 1998). S obzirom da morfološka plastičnost veličine lista može odražavati promene na anatomskom i fiziološkom nivou, i pošto veličina i pravac plastičnih odgovora na svetlosne uslove može varirati izmedju kongeneričnih vrsta (Sultan 2003) ili

konspecijskih populacija (Pemac i Tucić 1998) sa različitom sredinskom distribucijom, važno je proceniti koja je komponenta fenotipa ove biljke najvažnija za funkcionalno prilagođavanje u uslovima različitih intenziteta svetlosti.

1.4. Cilj rada

U ovom radu proučavani su veličina i obrazac fenotipske plastičnosti tokom ranih faza procesa razvića biljaka na promenu intenziteta svetlosti kao i doprinos materinskih faktora ekspresiji juvenilnog fenotipa. Analizom su bile obuhvaćene dve prirodne populacije *Iris pumila* koje naseljavaju dva različita tipa staništa, otvorene terene i vegetacionu senku, kako bi se utvrdile specifičnosti pravaca evolucionih promena ovih populacija na konkretne životne sredine. Zbog razlika u svetlosnim uslovima koji vladaju u prirodnim staništima *I. pumila*, sposobnost ove vrste da odgovori funkcionalno-adekvatnom promenom fenotipa bila bi od velikog značaja za njen uspeh u pogledu preživljavanja i reprodukcije u datoj životnoj sredini.

U okviru osnovnog cilja ovog rada, rezultati obavljenih eksperimenata pružili su odgovor na konkretno pitanje: Da li postoje genetička ograničenja tokom juvenilne faze životnog ciklusa ove biljne vrste, koja onemogućavaju fenotipski odgovor na fluktuirajuće uslove sredine koji su karakteristični za njihova prirodna staništa. U tom kontekstu bilo je neophodno utvrditi:

(1) U kom stepenu juvenilne osobine *I. pumila* ispoljavaju fenotipsku plastičnost u odnosu na intenzitet ambijentalne svetlosti?

(2) Da li se veličina i obrazac fenotipske plastičnosti razlikuju u različitim delovima svetlosnog gradijenta?

(3) Da li se populacije *I. pumila* poreklom sa otvorenog i šumskog staništa genetički razlikuju u srednjim vrednostima osobina i plastičnom odgovoru na promenu intenziteta svetlosti?

(4) Da li se veličine osnovnih kvantitativno-genetičkih parametara kao što su heritabilnost i genetičke korelacije menjaju u zavisnosti od uslova sredine?

(5) Da li se ontogenetske norme reakcija osobina klijanaca *I. pumila* razlikuju izmedju genotipova iste populacije, kao i izmedju populacija koje vode poreklo različitih staništa u pogledu intenziteta ambijentalne svetlosti, i kako na njih utiče promena intenziteta svetlosti?

(6) Da li postoji ontogenetska varijabilnost korelacija izmedju različitih osobina i na koji način na nju utiče intenzitet svetlosti?

(7) Da li stepen ispoljenih materinskih efekata kod potomaka zavisi od svetlosnog tretmana pod kojima se odvijalo njihovo razviće?

(8) Da li ispoljavanje materinskih efekata kod klijanaca *I. pumila* zavisi od faze njihovog razvića?

(9) Da li intenzitet ambijentalne svetlosti utiče na veličinu materinskih korelacija izmedju različitih juvenilnih osobina, kao i izmedju istih osobina ispoljenih u različitim svetlosnim tretmanima?

2. MATERIJAL I METODE

2.1. Objekat istraživanja

Bradata patuljasta perunika *Iris pumila* L. (Iridaceae) je višegodišnja monokotila koja se javlja u livadsko-stepskim zajednicama jugoistočne Evrope. Krajnje tačke areala su na zapadu Austrija a na istoku planinski venci Urala. Zastupljena je od južne Moravske na severu - preko Austrije, Mađarske, Srbije, Rumunije i Bugarske - do severne Anatolije na jugu (Randolph 1955).

I. pumila pripada životnoj formi efemeroidnih rizomatoznih geofita (Mousel i sar. 1956). Cvet je terminalan, vrlo krupan, dvopolan i aktinomorfan. Perijant je krunicolik, sa šest režnjeva diferenciranih na standarde (unutrašnji) i folove (spoljašnji režnjevi). Izražene, često i obojene, „dlake” duž centralnog nerva na folovima odlika su vrsta ove sekcije. Te vrste su usled toga često označavane kao „bradati” irisi. Listovi su naizmenični, u dva reda rasporedjeni, sabljasti, bifacijalni.

I. pumila se razmnožava kako polnim tako i vegetativnim putem. Sezona cvetanja joj traje relativno kratko, 20-30 dana, u periodu od marta do maja. Ovo je stranooplodna, entomofilna vrsta specijalizovana za oprašivanje od strane bumbara (*Bombus* sp.) mada je oprašuju i druge vrste iz roda *Apis*. Populacije *I. pumila* su izrazito polimorfne u odnosu na boju cveta (Tucić i sar. 1988). Pošto različite boje cveta nastaju kao rezultat segregacije većeg broja genskih lokusa (Köhlein 1981), svaki od cvetnih fenotipova prisutnih u populacijama može da se tretira sa visokom pouzdanošću kao poseban genotip. Korišćenje boje cveta kao genetičkog markera omogućuje preciznu identifikaciju, mapiranje i merenje veličine genetički različitih klonova (jedinki) *I. pumila* u prirodnim staništima (Tucić i sar. 1989).

Plod je lokulicidna čaura, jajolika, na vrhu šiljata. Sazreva za par meseci i sadrži nekoliko desetina semena. Seme je jajasto sa naboranom semenjačom, a rasejava se u

neposrednoj blizini majke-biljke. Klijanci se pojavljuju u jesen i potrebno im je nekoliko godina da procvetaju. U već naseljenim staništima ipak preovladava vegetativno razmnožavanje putem podzemnih stabala – rizoma.

Klonovi *I. pumila* nastaju razvićem horizontalnih segmenata rizoma koji se formiraju iz apikalnih i bočnih meristema. Segmenti rizoma su međusobno gusto zbijeni, šireći se radijalno od centra klona prema njegovoj ivici. Segmenti rizoma ostaju povezani kroz duži niz godina a prstenast oblik klonovi dobijaju usled izumiranja starijih segmenata u centru klona.

U Srbiji, prirodna staništa *I. pumila* nalaze se isključivo u njenom severnom i istočnom delu. Ova biljna vrsta je izuzetno brojna na području dina u Deliblatskoj peščari (peščani plato dužine 35 i širine 25 km na jugoistoku Vojvodine: 44 48' N, 20 58' E) gde obrazuje vrlo stare i vrlo velike klonove kružnog oblika.

Veći broj osobina čini ovu vrstu pogodnom za populaciono genetička istraživanja. Polimorfizam boje cveta omogućava identifikaciju različitih klonova u sezoni cvetanja. Postojanje oba tipa razmnožavanja omogućuje primenu kako klasičnih populaciono genetičkih metoda (sib analiza, regresija potomak roditelj), tako i analizu klonalnih replika. Dvopolnost cvetova omogućava analizu materinskih efekata putem direktnih i povratnih ukrštanja između isti parova roditeljskih biljaka.

Za ovo istraživanje izabrane su dve prirodne populacije *I. pumila* koje su izložene različitim svetlosnim uslovima u Deliblatskoj Peščari. Prva populacija u ovim istraživanjima, nazvana „Dina”, naseljava jedno otvoreno stanište koja čine vrhovi i padine dve susedne manje dine. U ovom staništu su dominantan tip vegetacije višegodišnje i jednogodišnje zeljaste biljke i retki žbunovi, pa su biljke *I. pumila* izložene punom sunčevom zračenju. Druga populacija, nazvana „Šuma”, naseljava prizemni sloj unutar jedne sastojine crnog bora (*Pinus nigra*) u kome su biljke *I. pumila* izložene smanjenom intenzitetu sunčevog zračenja. Ove populacije su međusobno udaljene oko

2.5 km. Srednje vrednosti fotosintetički aktivne radijacije (PAR) u ovim populacijama u periodu između 10 i 12 časova, mereno u uslovima bez oblaka, iznosile su $505.06 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ u otvorenom staništu i $55.45 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ u sastojini crnog bora (Tucić i sar. 1998).

2.2. Eksperimentalna procedura

2.2.1. Način oprašivanja

Da bi se sprečilo nekontrolisano ukrštanje, oprašivanja za eksperiment su vršena ujutro na tek otvorenim cvetovima. Oprašivanje je vršeno ručno tako što je antera sa polenom, ubrana sa cveta biljke odabrane za muškog roditelja, prevlačena preko vrha tučka na cvetu pripremljenom za primaoca polena. Nakon oprašivanja cvetovi su obeleženi oznakama na kojima je navedena biljka-otac. Posle oprašivanja odstranjeni su krunični listići sa bradom, čime je onemogućeno sletanje insekata i njihov kontakt sa žigovima tučka.

2.2.2. Dizajn ukrštanja

U aprilu 1995. godine, tokom perioda cvetanja *I. pumila*, izabrano je na osnovu boje cvetova i po principu slučajnosti 29 genetički različitih klonova iz populacije Dina i 26 genetički različitih klonova iz populacije Šuma. Birani su parovi istovremeno cvetajućih klonova i ručno oprašeni. Potomstvo ovih ukrštanja genetički je predstavljalo rođenu braću i sestre (engl. full-sibs). Da bi se utvrdio vanjedarni uticaj majke na fenotipsku varijabilnost potomaka u populaciji Dina izvršena su recipročna ukrštanja između parova odabranih klonova (genotipova) korišćenjem eksperimentalnog dizajna poznatog pod nazivom potomstvo dva roditelja (Mather 1949). Prvo je, u direktnom ukrštanju, jedna polovina klonova određena za primaoca polena (ženski roditelj), a druga polovina klonova za davaoca polena (muški roditelj). Zatim je između svakog para roditelja izvršeno i povrato ukrštanje u kome je biljka primaoc iz direktnog ukrštanja postala davalac polena i obrnuto. Iako je potomstvo ovih ukrštanja genetički

predstavljalo rođenu braću i sestre (full-sibs) i nisu se razlikovali u genetičkom sadržaju jedra, njih je sada bilo moguće podeliti u dve grupe od kojih je svaka imala različitog ženskog roditelja. Dakle, svaku full-sib familiju sačinjavale su dve materinske grupe potomaka. U julu 1995 zrele čaure su sakupljene sa ovih biljaka neposredno pred otvaranje. Semena sakupljena iz ovih ukrštanja su čuvana na 4°C do početka isključavanja.

U decembru 1995 godine 918 semena (626 iz populacije Dina i 292 iz populacije Šuma) je uzeto radi gajenja u kontrolisanim uslovima. Masa semena je individualno merena na elektronskoj vagi sa preciznošću od 10^{-4} g. Izmerena semena su tretirana koncentrovanom sumpornom kiselinom (30 minuta) da bi se oštetila semenjača i time prekinula dormancija i omogućilo klijanje. Posle tretmana kiselinom semena su ispirana u destilovanoj vodi, a zatim potapana u 10% vodeni rastvor KOH (30 minuta) radi neutralisanja kiseline, a zatim ponovo nekoliko puta ispirana destilovanom vodom. Istretirana semena su ostavljena da imbibuju 24 sata u 5% rastvoru fungicida (Venturin) u destilovanoj vodi. Posle imbibovanja semena su postavljana individualno u plastične čaše (300 cm³) sa supstratom. Supstrat je bio mešavina kvarcnog peska i humusa u odnosu 1:2. Semena su postavljana na parče filter papira kako bi lakše uočili klijanje i orošavana dva puta dnevno do klijanja. Biljke isključale iz ovih semena gajene su na tri intenziteta svetlosti: visokom ($110 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), srednjem ($65 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) i niskom ($29 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Ovaj svetlosni gradijent je formiran postavljanjem platna između svetlosnog izvora i biljaka pri čemu je kvalitet svetlosti ostao isti. Svetlosni tretmani se uklapaju u opseg svetlosnih nivoa zabeleženih u prirodni populacijama *I. pumila* (Tucić i Avramov 1996). U ovom eksperimentu različiti svetlosni intenziteti tretirani su kao tri različite svetlosne sredine za klijanje i rast biljaka. Čaše su razmeštene na policama korišćenjem „split-plot” dizajna sa blokovima u sobi za gajenje biljaka. Formirana su četiri bloka i svaki od njih je podeljen na tri dela. Svaki deo predstavljen je jednim od tri različita intenziteta svetlosti. Unutar svakog od tri dela u svakom od četiri bloka, svaka full-sib familija je bila

zastupljena sa jednom ili dve jedinke zavisno od količine dostupnog semena. Klijanci su na policama osvetljavani neonskim svetiljkama Philips TLD 36-W/33. Biljke su zalivane redovno do punog vodnog potencijala. Klijanci su zalivani 5% rastvorom fungicida (Venturin) u destilovanoj vodi. Svake dve nedelje biljke su dohranjivane sa po 10ml kompletnog Hoagland-ovog rastvora (Shipley i Keddy 1988). Količina hranljivog rastvora bila je relativno visoka da bi se eliminisale razlike u kvalitetu supstrata. Temperatura vazduha u prostoriji sa biljkama je održavana na 21°C noću i 26°C danju. Dužina fotoperioda u prostoriji za rast iznosila je 16 sati pod svetlošću i 8 sati mraka. Da bi se smanjio efekat položaja (korelacija genotip-sredina) čaše su rotirane dva puta nedeljno u okviru istog svetlosnog tretmana.

Na semenima koja nisu isključila urađen je test sa NBT (tetrazolijum test) kako bi se utvrdila proporcija potencijalno živih semena.

2.2.3. Osobine klijanaca

Prva izmerena osobina na ovom model sistemu bila je individualna masa semena (engl. Seed mass, SM). Zatim je na svakom klijancu izvršeno merenje većeg broja osobina. Osobine klijanaca uslovno možemo podeliti na tri grupe:

1. Osobine izmerene na biljkama tokom “heterotrofne” faze razvića, tj. u periodu od klijanja do 18. dana:

Engleski naziv	Akronim	Opis osobine
Germination date	GD	Broj dana od imbibovanja do klijanja semena
Phyllochron 1 (day)	Ph1	Broj dana od klijanja do pojave 1. lista
Phyllochron 2 (day)	Ph2	Broj dana od pojave 1. do pojave 2. lista
Seedling mass (gr)	SM18	Masa zelene biljke 18. dana
Shoot length (mm)	ShL18	Visina biljke 18. dana
Root length (mm)	RL18	Dužina korena 18. dana
Leaf number	LN18	Broj listova 18. dana
Root number	RN18	Broj korenova 18. dana

Used Seed Mass	USM	Utrošena masa semena do 18. dana: (Masa semena - Masa semena 18. dana)/Masa semena)
Shoot to Root ratio	SR18	Odnos visine biljke i dužine korena 18. dana
Leaf number to Root number ratio	LNRN18	Odnos broja listova i broja korenova 18. dana

2. Osobine uzastopno merene u dvonedeljnim intervalima tokom autotrofne faze razvića klijanaca, tj. posle 18. dana od klijanja :

Engleski naziv	Akronim	Opis osobine
Leaf number 2wk	LN2wk	Broj listova dve nedelje posle 18.dana
Leaf number 4wk	LN4wk	Broj listova četiri nedelje posle 18.dana
Leaf number 6wk	LN6wk	Broj listova šest nedelja posle 18.dana
Leaf number 8wk	LN8wk	Broj listova osam nedelja posle 18.dana
Leaf number 10wk	LN10wk	Broj listova deset nedelja posle 18.dana
Leaf number 12wk	LN12wk	Broj listova dvanaest nedelja posle 18.dana
Shoot length 2wk (mm)	SL2wk	Dužina najvećeg lista (visina biljke) dve nedelje posle 18. dana
Shoot length 4wk (mm)	SL4wk	Dužina najvećeg lista (visina biljke) četiri nedelje posle 18. dana
Shoot length 6wk (mm)	SL6wk	Dužina najvećeg lista (visina biljke) šest nedelja posle 18. dana
Shoot length 8wk (mm)	SL8wk	Dužina najvećeg lista (visina biljke) osam nedelja posle 18. dana
Shoot length 10wk (mm)	SL10wk	Dužina najvećeg lista (visina biljke) deset nedelja posle 18. dana
Shoot length 12wk (mm)	SL12wk	Dužina najvećeg lista (visina biljke) dvanaest nedelja posle 18. dana
Leaf width 2wk (mm)	LW2wk	Širina najvećeg lista dve nedelje posle 18. dana
Leaf width 4wk (mm)	LW4wk	Širina najvećeg lista četiri nedelje posle 18. dana
Leaf width 6wk (mm)	LW6wk	Širina najvećeg lista šest nedelja posle 18. dana
Leaf width 8wk (mm)	LW8wk	Širina najvećeg lista osam nedelja posle 18. dana
Leaf width 10wk (mm)	LW10wk	Širina najvećeg lista deset nedelja posle 18. dana
Leaf width 12wk (mm)	LW12wk	Širina najvećeg lista dvanaest nedelja posle 18. dana
Leaf area 2wk (cm ²)	LA2wk	Površina najvećeg lista dve nedelje posle 18. dana
Leaf area 4wk (cm ²)	LA4wk	Površina najvećeg lista četiri nedelje posle 18. dana
Leaf area 6wk (cm ²)	LA6wk	Površina najvećeg lista šest nedelja posle 18. dana
Leaf area 8wk (cm ²)	LA8wk	Površina najvećeg lista osam nedelja posle 18. dana
Leaf area 10wk (cm ²)	LA10wk	Površina najvećeg lista deset nedelja posle 18. dana
Leaf area 12wk (cm ²)	LA12wk	Površina najvećeg lista dvanaest nedelja posle 18. dana

3. Osobine merene na biljkama starim šest meseci:

Engleski naziv	Akronim	Opis osobine
Leaf number	LN	Broj listova
Longest leaf length (mm)	LL	Dužina najvećeg lista
Longest leaf width (mm)	LW	Širina najvećeg lista
Total leaf area (cm ²)	TLA	Ukupna površina lista (LN x LL x LW)
Specific leaf area (cm ² /gr)	SLA	Specifična površina lista
Stomatal density (#/cm ²)	SD	Gustina stoma
Leaf thickness (μm)	LTh	Debljina poprečnog preseka lista
Wassel band number	WBN	Broj provodnih snopića na poprečnom preseku lista
Sclerenchime thickness (μm)	STh	Debljina sklerenhima
Cuticle thickness (μm)	CTh	Debljina kutikule
Total chlorophyle content (μg/cm ²)	Chl	Ukupna količina hlorofila
Chlorophyle AB ratio	ChLAB	Odnos hlorofila A i B

Totalna površina lista je procenjena kao proizvod dužine, širine i broja zelenih listova. Specifična površina lista je izračunata kao odnos izmedju površine i suve mase istog lista (sušena 48 sati na 60⁰C). Za anatomske analize korišćena je gornja polovina najmadjeg (poslednjeg) potpuno razvijenog lista. Broj stoma po cm² je procenjen koristeći mikro-reljef metod (Pazourek 1970). Za pripremu preparata svaki list je na sredini premazan providnim lakom za nokte. Traka premazana lakom bila je širine od oko 0.5 cm, obuhvatala je celu širinu lista, i bila je normalna u odnosu na dužu osu lista. Posle sušenja, lak sa otiskom površine lista skidan je pomoću providne lepljive trake (selotejpa), i zatim pričvršćen za predmetno staklo. Stome su brojane na 20 slučajno izabranih mikroskopskih polja na istom mikroskopskom preparatu (predmetnoj pločici) po listu. Mikroskopsko polje je imalo površinu od 0.196 mm² pri uveličanju od 40x. Gustina stoma je izražena kao broj stoma po cm². Deo lista koji je korišćen za anatomske preparate je stavljan u parče plute, i zatim su žiletom pravljene preseci debljine od oko

50µm. Od ovih preseka pravljani su privremeni preparati koji su zalivani glicerolom radi zaštite od sušenja. Anatomske osobine lista merene su na Olympus (Vanox) mikroskopu.

Koncentracija hlorofila je određivana uz korišćenje dimetyl sulfoxide (DMSO) kao rastvarača, prema metodi koju su dali to Hiscox i Israelstam (1979). Hlorofil je ekstrahovan iz gornje polovine pretposlednjeg potpuno razvijenog lista. 10-15 mg tkiva lista je stavljeno u tube koje su sadržale 1 ml DMSO-a, a zatim inkubirano pet sati na 65 °C. Posle inkubacije, merena je apsorpcija hlorofila na talasnim dužinama od 663nm i 645nm, koristeći Shimadzu UV-160 spektrofotometar.

2.2.4. Statistička analiza

Statistička obrada rezultata dobijenih u ovom eksperimentu vršena je korišćenjem MEANS procedure statističkog paketa SAS (SAS Institute 1989) za svaku od analiziranih osobina klijanaca. Srednja vrednost je prikazana kao mera centralne tendencije, dok su standardna greška i koeficijent varijacije prikazani kao mera disperzije.

Norme reakcije za sve navedene osobine prikazane su posebno za svaku populaciju korišćenjem srednjih vrednosti pojedinačnih familija, ispoljenih pod datim uslovima eksperimentalnog tretmana.

Da bi istražili efekat različitih intenziteta svetlosti (PAR) na fenotipsko variranje juvenilnih osobina *I. pumila* ispoljenih u F1 generaciji korišćen je mešani model analize varijanse (ANOVA), u kojoj su svetlosni nivoi i populacije tretirani kao fiksni faktori (izabrani su svetlosni nivoi tačno određenog intenziteta i dve specifične populacije), a blok i familija (ugnježdjena unutar populacije) kao slučajni (random) faktori (izabrane familije su samo slučajan uzorak svih familija u svakoj populaciji). Za ove analize primenjena je GLM procedura iz statističkog paketa SAS (SAS Institute 1989). Korišćenjem potomaka različitog stepena srodstva procenjene su veličine genetičke,

sredinske i materinske komponente fenotipske varijanse odabranih kvantitativnih osobina.

Da bi se ispunili osnovni zahtevi neophodni za primenu analize varijanse kao što su homogenost varijansi i normalna distribucija, bilo je neophodno transformisati deo podataka. Izbor najpovoljnije transformacije izvršen je prema metodu koji su opisali Box i sar. (1978), a program za SAS napisao Fernandez (1992). Primenom navedenog programa izvršene su sledeće transformacije: Ph1, Ph2, SM18, LN18, SR18, LA2wk, LA4wk, SL4wk, SL6wk, LL, SD i ChLAB su transformisane u kvadratne korene originalnih vrednosti, LNRN18 je transformisana korišćenjem recipročne transformacije, TLA i SLA su transformisane prirodnim logaritmom, Chl je transformisan u kvadrat originalne vrednosti. Za ostale osobine nije bila potrebna transformacija. Za svaku osobinu procenjen je relativni doprinos sledećih izvora variranja: svetlosni tretman (veličina fenotipske plastičnosti); populacija (genetička varijabilnost između populacija); familija (genotip) ugnježđena u populaciju (genetička varijabilnost unutar populacije); blok (mikrosredinski efekti); interakcija treatment-populacija (genetička varijabilnost za fenotipsku plastičnost između populacija); interakcija treatment-familija (genetička varijabilnost za fenotipsku plastičnost unutar populacija). Zatim je uradjena ANOVA mešani model posebno za svaku od dve analizirane populacije. Za one osobine kod kojih je dobijena statistički značajna interakcija treatment x familija uradjena je ANOVA na standardizovanim podacima (srednja vrednost=0, standardna devijacija=1) kojom je testirano da li je značajnost interakcije treatment x familija rezultat razlika u varijansama iste osobine u različitim sredinama ili promene ranga različitih familija (genotipova) koji se grafički manifestuje kao ukrštene norme reakcije. Takođe je zbog dobijenih značajnih interakcija tretmana i populacije za neke osobine uradjena ANOVA za svaku populaciju i treatment odvojeno. Da bi se procenio udeo materinskih efekata na ekspresiju juvenilnih osobina za populaciju Dina uradjena je i ANOVA u kojoj je kao poseban faktor

uključena materinska grupa ugnježđena u familiju (varijabilnost materinskih efekata unutar familije). Pošto je uzorak u eksperimentu bio nebalansiran (broj jedinki jedne familije u različitim tretmanima i blokovima nije bio isti) za izračunavanje približnog F-testa u ovoj analizi korišćen je srednji kvadrat III tipa (engl. Type III expected mean squares) opcija RANDOM/TEST u GLM proceduri (SAS Institute 1989). Da bi se eliminisao eventualni uticaj mase semena na fenotipsku ekspresiju ostalih zavisnih varijabli, individualne vrednosti ove osobine ukljune su u analizu varijanse kao kovarijable.

U cilju dobijanja detaljnijih podataka o razlikama izmedju srednjih vrednosti istih osobina u različitim tretmanima uradjena je Scheffe-ova procedura multipnog poredjenja korišćenjem MEANS opcije iz GLM procedure (SAS Institute 1989).

Pošto su neke osobine (broj listova, visina biljke, širina najvećeg lista i površina najvećeg lista) ponovljeno merene na istim biljkama u dvonedeljnim intervalima na njih nije bilo moguće primeniti klasičnu ANCOVA-u čiji je osnovni preduslov nezavisnost merenja. Pošto ponovljena merenja istih osobina na istoj biljci nisu medjusobno nezavisna za analizu ovakvih eksperimentalnih podataka koristi se ANOVA za ponovljena merenja (eng. repeated-measures analysis) koja uzima u obzir korelacije izmedju uzastopnih merenja. Ova procedura pripada kategoriji analize (ko)varijanse (ANCOVA), u kojoj se analizira variranje izmedju eksperimentalnih jedinica (engl. „between-subjects”) i variranje unutar eksperimentalnih jedinica (engl. „within-subjects”) (von Ende 1993). U našem eksperimentalnom dizajnu variranje izmedju eksperimentalnih jedinica (between-subjects) uključivalo je tri faktora: tretmani, populacije i familije. Nasuprot tome, variranje unutar eksperimentalnih jedinica odnosi se na je bilo koju promenu koja se uočava tokom vremena u jednoj eksperimentalnoj grupi (tretmanu, populaciji ili familiji). Variranje izmedju jedinica ukazuje na razlike u nivoima izmedju prosečnih krivih rasta

dve ili više grupa za određenu karakteristiku, dok variranje unutar eksperimentalnih jedinica opisuje oblik date krive.

U ovom radu korišćena su dva pristupa za analizu ponovljenih merenja istih osobina: univarijantni i multivarijantni. U univarijantnoj analizi, ponovljena merenja su tretirana kao odvojene observacije, pri čemu je vreme bilo uključeno kao faktor u ANCOVA modelu. U multivarijantom pristupu, ponovljena merenja su smatrana za elemente jedne iste multivarijantne observacije, pa je stoga korišćena multivarijantna ANCOVA ili MANCOVA (SAS Institute 1989) za njihovu analizu. Osnovna prednost multivarijantnog u odnosu na univarijantni pristup su manje zahtevni preduslovi (ne zahteva da varijanse ponovljenih merenja ili korelacije između parova ponovljenih merenja budu konstantne tokom vremena). Nedostatak multivarijantnog pristupa je što u takvom modelu ima više parametara (na primer varijansi i korelacija), pa je broj stepeni slobode za dati uzorak smanjen, a time i mogućnost da se detektuju stvarne razlike. Univarijantni pristup u slučaju nejednakih varijansi i korelacija koristi korekciju P-vrednosti za svaki F-test. Korigovane P-vrednosti se označavaju sa “G-G” (Greenhouse-Geisser korekcija) i “H-F” (Huynh-Feldt korekcija).

Univarijantna i multivarijantna analiza uradjene su korišćenjem REPEATED opcije GLM procedure (SAS Institute 1989). Ovim analizama procenjene su značajnosti uticaja sledećih faktora variranja: Vreme (ukazuje na postojanje rasta); interakcija Vreme x Tretman (plastičnost ontogenetskih putanja); interakcija Vreme x Populacija (genetičke razlike u rastu na nivou populacija); interakcija Vreme x Familija (P) (genetičke razlike u rastu na nivou genotipova); interakcija Vreme x Tretman x Populacija (genetička varijabilnost za plastičnost rasta na nivou populacije); interakcija Vreme x Tretman x Familija (P) (genetička varijabilnost za plastičnost rasta na nivou genotipova);

Da bi se utvrdilo da li je trend promena osobina *I. pumila* tokom vremena linearan, kvadratičan ili kubičan, uradjena je analiza trenda koristeći polinomijal

transformaciju (REPEATED/POLYNOMIAL opcije u GLM proceduri) (SAS Institute 1989). Metod se zasniva na formiranju seta nezavisnih (ortogonalnih) kontrasta – polinoma koji omogućavaju da utvrdimo da li postoji značajan linearni (prvog reda), kvadratični (drugog reda), kubični, itd. trend promene vrednosti osobina tokom vremena (npr. da li je povećanje broja listova tokom rasta biljke linearno ili kvadratično). Da bi testirali značajnost tri aspekta multivarijantnog odgovora uradjena je Profile-analiza (REPEATED/PROFILE opcije u GLM proceduri) (SAS Institute 1989). Poredjenje oblika ontogenetskih krivih je *test paralelizma*, poredjenje rasporeda krivih je *test nivoa* i treći je *test nagiba* tj. odrediti da li krive odgovora imaju prosečan nagib različit od nule (von Ende 1993). Profile-analiza testira ove hipoteze transformišući podatke ponovljenih merenja unutar-subjekta u set ‘kontrasta’ ili razlika a zatim radi univarijantnu ili multivarijantnu analizu na kontrastima. Test paralelizma testira da li se oblici krivih za dve ili više različitih grupa (tretmani, populacije, genotipovi) značajno razlikuju izmedju svaka dva uzastopna merenja (prvog i drugog, drugog i trećeg i td.). To je test značajnosti interakcija: Vreme x Tretman, Vreme x Populacija i Vreme x Familija (P). Na primer ovo je test da li se srednja vrednost promene broja listova izmedju prvog i drugog merenja značajno razlikuje izmedju tri svetlosna tretmana ili izmedju dve populacije ili izmedju različitih genotipova. Test nivoa je test značajnosti glavnog efekta (tretmana, populacije ili genotipa). Na primer ovo je test da li se značajno razlikuju prosečne vrednosti broja listova kod biljaka gajenih na visokom, srednjem i niskom intenzitetu svetlosti u periodu izmedju prvog i drugog merenja. Test nagiba je test značajnosti vremena (Vreme), tj. testira da li izmedju dva uzastopna merenja dolazi do značajne promene broja listova, na primer. Test nagiba testira da li se ukupan prosek svih grupa zajedno značajno menja izmedju dva uzastopna merenja, tj. da li je razlika značajno različita od nule. Ukoliko test paralelizma pokaže značajne razlike izmedju grupa onda nije neophodno analizirati preostala dva testa (von Ende 1993).

Sa ciljem sumiranja podataka za sve četiri longitudinalne osobine uradjena je faktorska ili multivarijantna MANCOVA korišćenjem MANCOVA opcije u GLM proceduri (SAS Institute 1989). Multivarijantna MANOVA simultano analizira sve osobina koje ulaze u analizu ponovljenih merenja pri čemu poredi susedna merenja, slično PROFILE-analizi. Ova četvorofaktorska MANCOVA ukazuje na potencijalno korelisane odgovore više osobina. Multivarijantna analiza koristi nekoliko statistika od kojih je 'Wilksova Lambda' statistika prikazana za ove podatke jer odgovarajući F test ima tačnu vrednost.

Prikazane su ontogenetske norme reakcija alometrijskog odnosa broja listova i površine lista. Ontogenetska alometrija se odnosi na praćenje promena fenotipskih i genetičkih korelacija izmedju dve osobine tokom ontogenije za svaki tretman i populaciju (Schlichting i Pigliucci 1998).

Kvantifikovanje fenotipske plastičnosti. Fenotipska plastičnost pojedinačnih familija iz dve populacije za svaku od ispitivanih osobina je merena preko indeksa plastičnosti (Cheplick 1995):

$FP = [(X_i - X_j)/X_i] \times 100$, gde je X_i srednja vrednost familija tretmanu i, a X_j srednja vrednost familija u tretmanu j. Indeks plastičnosti meri procentualnu promenu vrednosti osobine u dva tretmana. Wilcoxon test poredjenja dva uzorka (SAS Institute 1989) je korišćen kao neparametarska procedura kojom su poredjene srednje vrednosti plastičnosti različitih osobina iste familije kao i srednje vrednosti plastičnosti iste osobine izmedju dve populacije. Da bi se procenila veličina variranja fenotipske plastičnosti genotipova izračunat je koeficijent varijacije fenotipske plastičnosti:

$$CV = [(standardna devijacija/srednja vrednost plastičnosti) \times 100],$$

pri čemu se poredjenjem koeficijenata varijacije fenotipske plastičnosti različitih osobina dobija informacija o veličini variranja osobina uz eliminisanje uticaja „skale merenja”, tj. srednje vrednosti osobine.

Pošto su u eksperimentu korišćena tri svetlosna tretmana izračunata su dva indeksa plastičnosti (i odgovarajući koeficijenti variranja plastičnosti) za svaku osobinu: prvi, dobijen poredjenjem visokog (V) i srednjeg intenziteta (S) svetlosti ($FP_{V,S}$) i drugi, dobijen poredjenjem srednjeg i niskog intenziteta (N) svetlosti ($FP_{S,N}$).

Da bi odredili da li je isti nivo varijabilnosti osobina između familija u plastičnom odgovoru u dva dela svetlosna gradijenta, a takođe i da bi se odredilo da li se razlikuju varijabilnosti plastičnosti iste osobine u dve populacije urađjen je F-test, „test odnosa varijansi” (Zar 1984).

Procena komponenti fenotipskog variranja. Za procene komponenti fenotipske varijanse korišćen je metod maksimalne verodostojnosti sa ograničenjima (engl. Restricted maximum likelihood). Ovaj metod ne dozvoljava da procenjene varijanse budu negativne. Primenjena je REML opcija iz GLM procedure (SAS Institute 1989). Za obe populacije u svakom tretmanu, komponente varijanse objašnjene efektima familije upotrebljene su za procenu heritabilnosti u širem smislu (H^2). Na sličan način izračunat je koeficijent materinskog efekta (m^2), kao odnos između materinske varijanse i ukupne fenotipke varijanse (Weis i sar. 1987).

Da bi mogli da poredimo variranje materinskih efekata između različitih juvenilnih osobina izračunat je, takođe, i koeficijent materinske varijacije - CV_M ($CV_M = 100 \sqrt{V_M / \bar{X}}$) na osnovu preporuke koju je dao Houle (1992) za standardizovanje mera varijabilnosti, gde V_M označava veličinu varijabilnosti materinskih efekata unutar familije, a \bar{X} je srednja vrednost iste familije. Poredjenjem koeficijenata materinske varijacije različitih osobina dobija se informacija o veličini variranja materinskih efekata uz eliminisanje uticaja „skale merenja”, tj. srednje vrednosti osobine.

Korelacione analize. Procedura CORR iz SAS programskog paketa (SAS Institute 1989) je korišćena za procenu fenotipskih, genetičkih i materinskih korelacija između parova osobina unutar svakog svetlosnog tretmana. Fenotipske korelacije između parova

osobina su procenjene na osnovu veličine Pearson-ovih korelacionih koeficijenata izračunatih korišćenjem pojedinačnih jedinki. Genetičke (full-sibs) korelacije su izračunate kao Pearson-ovi korelacioni koeficijenti između srednjih vrednosti familija (Via 1984). Materinske korelacije su izračunate kao Pearson-ovi korelacioni koeficijenti između odstupanja srednjih vrednosti materinskih grupa od srednje vrednosti odgovarajuće familije (Weis i sar. 1987). Odnos između ekspresije iste osobine u dva tretmana je korišćen kao mera varijabilnosti fenotipske plastičnosti. Prema Via i Lande (1985), svaka genetička korelacija između fenotipske vrednosti iste osobine u dve sredine koja je manja od 1 ukazuje na postojanje genetičke varijabilnosti za fenotipsku plastičnost. Pri tome visoka vrednost koeficijenata korelacija ukazuje na manju varijabilnost fenotipske plastičnosti. Odnos u ispoljavanju iste osobine u dve sredine procenjen je koristeći metod koji je opisala Via (1984). Takodje su materinske korelacije između tretmana za svaku osobinu izračunate kao Pearson-ovi koeficijenti između razlika srednjih vrednosti materinskih grupa i ukupne srednje vrednosti odgovarajuće familije u dva tretmana.

Da bi se utvrdila korespondencija između fenotipskih, genetičkih i materinskih korelacionih matrica unutar i između svetlosnih režima urađen je Mantel-ov t-test za sve parove korelacionih matrica, korišćenjem MXCOMP opcije iz NTSYS-pc programa (Rolf 1989). Za svaki par korelacionih matrica izračunata je Mantel-ova Z statistika koja je upoređena sa svojom permutovanom distribucijom. Broj slučajnih permutacija redova i kolona jedne matrice u odnosu na drugu iznosio je 2000 po svakom poređenju.

3. REZULTATI

3.1. Osobine ispitivane na biljkama od klijanja do 18. dana

3.1.1. Fenotipski odgovor na promenu intenziteta svetlosti

3.1.1.1. Varijabilnost izmedju populacija

Srednja vrednost mase semena čitavog uzorka je iznosila 0.187 ± 0.003 g, dok je koeficijent varijacije imao vrednost 24.04%. Masa semena poreklom iz populacije Dina je bila nešto niža u poredjenju sa masom semena populacije Šuma (Tabela 1), nasuprot koeficijentu varijacije čija je vrednost bila viša za populaciju Dina.

Svetlosni tretmani korišćeni u ovom eksperimentu značajno su uticali na fenotipske vrednosti osobina životne istorije klijanaca *I. pumila*. Prosečno vreme klijanja ima najnižu vrednost na niskom intenzitetu (L) a najvišu na visokom intenzitetu (H) svetlosti (Slika 4). Pri tome biljke poreklom iz populacije Šuma brže kličaju u sva tri svetlosna tretmana od biljaka poreklom iz populacije Dina (Tabela 1). U hijerarhijskoj analizi kovarijanse dobijen je značajan efekat tretmana i populacije što ukazuje na postojanje fenotipske plastičnosti za ovu osobinu na nivou čitavog uzorka, kao i da postoji genetička diferencijacija na nivou populacija u prosečnom vremenu klijanja (Tabela 2). Scheffe-ov test multipnog poredjenja srednjih vrednosti za vreme klijanja pokazao je da se sva tri tretmana značajno medjusobno razlikuju (Tabela 3). Phyllochron 1 (broj dana od klijanja do pojave prvog lista) kod populacije Dina ima najveću srednju vrednost na niskom intenzitetu svetlosti, a najmanju na visokom intenzitetu svetlosti. Ovakav obrazac nije prisutan kod populacije Šuma (Tabela 1 i Slika 4). Faktorska analiza kovarijanse pokazala je da postoji značajan efekat populacije i interakcije tretman x populacija. Ovaj rezultat ukazuje da postoji genetička diferencijacija populacija za srednju vrednost, kao i statistički značajna varijabilnost za fenotipsku plastičnost brzine pojave prvog lista. Phyllochron 2 (broj dana od pojave prvog do pojave drugog lista) pokazuje značajno

povećanje srednje vrednosti sa smanjenjem intenziteta svetlosti za obe populacije (Tabela 1 i Slika 4). Faktorska analiza kovarijanse pokazala je da postoji značajan efekat tretmana na fenotipsku ekspresiju ove osobine (Tabela 2), pri čemu se sva tri svetlosna tretmana statistički značajno razlikuju (Tabela 3). Intenzitet svetlosti je imao statistički značajan uticaj na fenotipsku vrednost svih osobina merenih na biljkama starim 18 dana. Takođe, iako postoje izvesne razlike između biljaka poreklom iz različitih populacija skoro nigde nije ustanovljen statistički značajan efekat populacije (Tabela 2). Masa biljke stare 18 dana imala je najveće vrednosti na visokom (H) a najniže na niskom (L) intenzitetu svetlosti (Tabela 1 i Slika 4). Analiza kovarijanse pokazala je da postoji značajan efekat tretmana (Tabela 2), a prema rezultatima Scheffe-ovog testa statistički značajne razlike ustanovljene između sva tri tretmana (Tabela 3.). Iako su srednje vrednosti mase biljke u svim tretmanima niže za biljke poreklom iz populacije Dina ova razlika nije rezultirala statistički značajnim efektom populacije u analizi kovarijanse (Tabela 2). Visina biljke 18. dana je najveća kod biljaka gajenih na niskom intenzitetu svetlosti a najmanja na visokom intenzitetu svetlosti (Tabela 1 i Slika 4). Ove razlike su izraženije kod populacije Šuma. Klijanci *I. pumila* poreklom iz populacije Šuma u svim tretmanima bili su izduženiji od onih poreklom iz populacije Dina (Tabela 1). Analizom kovarijanse za visinu biljke utvrđen je statistički značajan efekat tretmana, a Scheffe-ovim testom je pokazano da se srednje vrednosti u srednjem i niskom svetlosnom tretmanu međusobno ne razlikuju statistički značajno, ali da postoji razlika oba navedena tretmana u odnosu na tretman visokog svetlosnog intenziteta (Tabele 2 i 3). Efekat populacije za visinu biljke nije bio statistički značajan, ali je ustanovljena značajna interakcija tretman x familija (P) na nivou celog uzorka, što ukazuje na postojanje genetičke varijabilnosti za fenotipsku plastičnost date osobine (Tabela 2). Dužina podzemnog dela biljke, tj. dužina korena opada sa smanjenjem intenziteta svetlosti (Slika 4), pri čemu je kod populacije Dina ova razlika veća nego kod biljaka poreklom iz populacije Šuma (Tabela 1). Analiza kovarijanse

dužine korena potvrdila je da postoji statistički značajan efekat tretmana ali i interakcije tretman x populacija, što ukazuje da se statistički značajno razlikuju plastični odgovori ove osobine na promenu intenziteta svetlosti izmedju dve populacije (Tabela 2). Isti zaključak se može doneti i na osnovu različitih nagiba normi reakcija familija *I. pumila* (Slika 4). Prosčan broj listova 18. dana opada sa smanjenjem intenziteta svetlosti pod kojim su klijanci rasli (Tabela 1). Biljke poreklom iz dve populacije imaju veoma slične vrednosti broja listova (Slika 4). Analiza kovarijanse pokazala je da postoji plastičnost broja listova, ali i genetička varijabilnost fenotipske plastičnosti na nivou genotipova (Tabela 2). Za razliku od broja listova gde se značajno razlikuju sva tri svetlosna tretmana, kod broja korenova značajan efekat tretmana potiče uglavnom od razlika izmedju visokog i ostala dva tretmana (Tabela 3). I za osobinu broj korenova postoji značajan efekat interakcije tretman x familija(P) (Tabela 2). Prosečna vrednost potrošene mase semena do 18. dana pokazuje da postoje razlike izmedju srednjih vrednosti ispoljenih na različitim svetlosnim tretmanima ali su one na granici statističke značajnosti ($P = 0.0417$). Scheffe-ov test pokazuje da razlike izmedju pojedinačnih parova tretmana nisu statistički značajne (Tabela 3). Takodje, razlike izmedju populacija su na granici značajnosti ($P = 0.0408$), i to uglavnom zbog razlika na srednjem i niskom intenzitetu svetlosti. Odnos dužina nadzemnog i podzemnog dela klijanaca menjao se sa promenom intenziteta svetlosti u obe populacije (Tabele 1 i 3 i Slika 4). Ovaj odnos se povećava sa smanjenjem intenziteta svetlosti, tj. sa smanjenjem intenziteta svetlosti biljke više ulažu u rast nadzemnog nego podzemnog dela. Odnos broja listova i broja korenova se takodje menja sa promenom intenziteta svetlosti (Tabele 1 i 2 i Slika 4). Sa smanjenjem intenziteta svetlosti povećava se broj korenova u odnosu na broj listova pri čemu je najveća razlika izmedju visokog i ostala dva intenziteta svetlosti. (Tabele 1 i 3).

Najveći udeo u ukupnoj fenotipskoj varijabilnosti, za sve ispitivane osobine imala je varijabilnost unutar grupe (tzv. 'rezidualna' ili „error” varijansa) čija se vrednost u

ukupnoj varijabilnosti kretala od 51% do 88% (Tabela 4). Udeo varijabilnosti izmedju tretmana imao je vrednosti izmedju 10% i 35% kod svega pet osobina. Udeo varijabilnosti izmedju populacija približio se vrednosti od 10% jedino za osobinu vreme klijanja. Procenjeni udeo varijanse izmedju familija u ukupnoj fenotipskoj varijabilnosti imao je vrednosti oko 10% i preko 10% za pet ispitanih osobina (9.3% – 21.4%) (Tabela 4). Udeo varijanse bloka kao i interakcija tretman x populacija i tretman x familija u ukupnoj fenotipskoj varijabilnosti nije ni za jednu osobinu imao vrednosti preko 10%.

3.1.1.2. Varijabilnost unutar populacija i norme reakcija

Populacija Dina – Intenzitet svetlosti na kome su rasli klijanci *I. pumila* značajno je uticao na fenotipsku ekspresiju većine juvenilnih osobina merenih do 18. dana starosti. Jedino za osobine visina biljke i potrošena masa semena do 18. dana nije utvrđen značajan efekat tretmana primenom faktorske analize kovarijanse (Tabela 5A). Scheffe-ov test multipnog poredjenja srednjih vrednosti osobina u tri svetlosna tretmana pokazuje da visok intenzitet svetlosti najviše odstupa od ostalih tretmana za sve osobine gde postoji značajan efekat tretmana, dok su srednji i nizak svetlosni intenzitet medjusobno sličiji po efektu na prosečne vrednosti osobina klijanaca (Tabela 3). Efekat familije je bio statistički značajan za većinu osobina u primenjenim ANCOVA-ma. Samo za izvedene osobine (odnos dužine nadzemnog i podzemnog dela i odnos broja listova i korenova) nije dobijen značajan efekat familija (Tabela 5A). Na Slici 4 prikazane su norme reakcije familija poreklom iz populacije Dina kao i njihove srednja vrednosti merene u tri svetlosna tretmana. Za većinu osobina norme reakcija familija nisu paralelne sredinskoj osi, apscisi (x), što ukazuje na opštu sposobnost klijanaca *I. pumila* da plastično odgovore promenom fenotipskih vrednosti osobina na fluktuirajuće svetlosne uslove. Takodje, obrazac normi reakcija je specifičan za svaku osobinu. Na primer, norme reakcija za fenološke osobine (vreme klijanja, phyllochron 1 i 2), kao i za utrošenu masu semena,

uglavnom su paralelne što može da ukaže na nisku genetičku varijabilnost fenotipske plastičnosti, pa samim tim i na smanjen evolucioni potencijal fenotipske plastičnosti ovih karakteristika klijanaca u odnosu na promenu intenziteta ambijentalne svetlosti u populaciji Dina. Sa druge strane, norme reakcija većine morfoloških osobina imaju složen obrazac, kao što je promena ranga fenotipskih vrednosti u različitim svetlosnim tretmanima. Ovo potvrđuju i rezultati faktorske analize kovarijanse u kojoj je za četiri osobine (LN18, RN18, USM i LNRN18) dobijena značajna interakcija tretman x familija (Tabela 5A), na osobinama kod kojih je dobijena značajna interakcija tretman x familija uradjena je analiza kovarijanse na standardizovanim podacima (prosečna vrednost = 0, standardna devijacija = 1). Pošto su i ovom prilikom dobijene statistički značajne interakcije to pokazuje da je značajnost ovog faktora rezultat promene ranga fenotipskih vrednosti različitih familija (ukrštanje normi reakcija), a ne različitih varijansi u različitim tretmanima. Procenjene su komponente fenotipske varijanse ispitivanih osobina *I. pumila* u sva tri svetlosna tretmana (Tabela 6). Najveći udeo u ukupnoj varijabilnosti za sve ispitivane osobine u svim svetlosnim tretmanima imala je „error” varijansa. Njen udeo u ukupnoj varijabilnosti se kretao od 57% do 98% (Tabela 6). Uticaj varijabilnosti u mikro-sredinskim uslovima izmedju blokova imao je niske vrednosti za gotovo sve osobine u svim tretmanima (samo u četiri slučaja vrednosti su bile 10% - 15%) (Tabela 6). Procenjeni udeo varijanse izmedju familija u ukupnoj varijabilnosti („heritabilnost u širem smislu”) kretao se izmedju 10% - 40% (Tabele 6 i 7). Heritabilnosti osobina u različitim svetlosnim tretmanima značajno su se razlikovale. Na primer, vrednosti GD su iznosile 0.41 na visokom, 0.18 na srednjem i 0.38 na niskom tretmanu, dok su za RN18 na istim svetlosnim tretmanima bile 0.11, 0.32 i 0.38.

Populacija Šuma - Intenzitet svetlost pod kojim su rasli klijanci *I. pumila* poreklom iz populacije Šuma značajno je uticao na fenotipsku ekspresiju sedam od jedanaest osobina klijanaca merenih do 18. dana starosti (Tabela 5B). Kao i kod

populacije Dina, Scheffe-ov test je pokazao da su razlike u prosečnim vrednostima osobina izmedju tretmana sa srednjim i niskim svetlosnim intenzitetom medjusobno manje u odnosu na srednje vrednosti osobina u tretmanu visokog intenziteta svetlosti (Tabela 3). Za razliku od populacije sa otvorenog staništa, u populaciji Šuma prosečne vrednosti osobina nisu se statistički značajno razlikovale izmedju tri svetlosna tretmana (Tabela 3). Takodje, u ovoj populaciji, u odnosu na populaciju Dina statistički značajan efekat familije u faktorskoj analizi kovarijanse utvrđen je samo za potrošenu masu semena do 18. dana. U faktorskom modelu kovarijanse, takav rezultat ukazuje na postojanje pozitivne genetičke korelacije u prosečnim vrednostima potrošene mase semena ispoljene u različitim svetlosnim tretmanima (Fry 1992). Za većinu osobina klijanaca poreklom iz populacije Šuma nije utvrđeno prisustvo genetičke varijabilnosti fenotipske plastičnosti (Tabela 5B). Izuzetak je osobina visina biljke za koju je ustanovljen značajan efekat interakcije tretman x familija ($F = 0.0228$). Analiza kovarijanse na standardizovanim podacima takodje je pokazala da je ova interakcija statistički značajna, tj. da je posledica ukrštanja normi reakcija a ne razlika u varijansama izmedju svetlosnih tretmana. Na Slici 4 može se jasno uočiti ukrštanje normi reakcija za ovu osobinu kod familija poreklom iz populacije Šuma (isprekidane linije). Najveći udeo u ukupnoj fenotipskoj varijansi, imala je, i u ovoj populaciji rezidualna varijansa. Njen udeo u ukupnoj varijabilnosti kretao se od 50% do 100% (Tabela 6). Udeo varijabilnosti izmedju blokova u totalnoj varijansi imao je niske vrednosti za sve osobine u svim tretmanima (Tabela 6). Procenjeni udeo varijanse izmedju familija u ukupnoj varijabilnosti ('heritabilnost u širem smislu') imao je u većini slučajeva vrednosti izmedju 10% i 40% (Tabele 6 i 7). Heritabilnosti osobina u različitim svetlosnim tretmanima značajno su se razlikovale. Na primer, vrednosti GD iznosile su 0.19, 0.33 i 0.42 na visokom, srednjem i niskom tretmanu, a za LN18, 0.12, 0.30 i 0.27 na visokom, srednjem i niskom svetlosnom tretmanu. I pored značajnog pojedinačnog variranja, prosečne

vrednosti heritabilnosti (jedanaest osobina zajedno) u svakom od tri svetlosna tretmana bile su nešto niže za populaciju Šuma u odnosu na populaciju Dina (Dina: 0.19, 0.15 i 0.22 vs. Šuma: 0.13, 0.12 i 0.18, u visokom, srednjem i niskom svetlosnom tretmanu).

3.1.1.3. Fenotipska plastičnost

U Tabeli 8 prikazane su srednje vrednosti i koeficijenti varijacije plastičnog odgovora genotipova na promenu intenziteta svetlosti jedanaest juvenilnih osobina klijanaca *I. pumila*. Iako je svetlosni tretman imao značajan efekat na variranje svih ispitivanih osobina do 18. dana starosti (rezultati faktorske analize kovarijanse, Tabele 5A i 5B), većina osobina u obe populacije u celom gradijentu korišćenih svetlosnih intenziteta pokazuje relativno male srednje vrednosti indeksa plastičnosti (većina je u opsegu od 10% – 20%). Fenotipska plastičnost fenoloških i morfoloških osobina ne pokazuje konzistentne razlike između tretmana, već varira zavisno od populacije i zavisno od dela svetlosnog gradijenta. Veličina fenotipske plastičnosti između visokog i srednjeg intenziteta svetlosti ($FP_{V,S}$) imala je nešto veću prosečnu vrednost od one merene između srednjeg i niskog intenziteta svetlosti ($FP_{S,N}$) u populaciji Dina. U populaciji Šuma, takav zaključak se može doneti za osobine morfološke plastičnosti, dok fenološka plastičnost varira u suprotnom pravcu. Razlika u varijabilnosti fenoloških osobina u dva dela svetlosnog gradijenta bila je značajna u obe populacije, dok za morfološke osobine ova razlika nije bila značajna (Tabela 8). Prosečne vrednosti fenotipske plastičnosti svih 11 osobina merenih u dva dela svetlosnog gradijenta nisu se značajno razlikovale. Koeficijenti varijacije fenotipske plastičnosti (CV) imali su znatno veći opseg variranja nego veličine plastičnosti: najniže vrednosti bile su za M18 - 41%; najveće vrednosti bile su za Ph1 i Ph2 – 205% i 148% (Tabela 8). Kao i kod odgovarajućih plastičnosti, i koeficijenti variranja su kod populacije Dina imali veće vrednosti za više intenzitete svetlosti, dok je kod populacije Šuma taj odnos obrnut. Statistički značajne

razlike u koeficijentima varijacije plastičnosti između visokog i srednjeg, i srednjeg i niskog intenziteta svetlosti dobijene su za fenološke i morfološke osobine u populaciji Šuma, dok su u populaciji Dina ove razlike značajne samo za fenološke osobine (Tabela 8).

Komponente fenotipske varijanse objašnjene efektima interakcije tretman x familija upotrebljene su za procenu heritabilnosti plastičnosti (h^2_{PL}) (Tabela 4). Prosečna vrednost heritabilnosti plastičnosti za osobine do 18. dana bila je niža kod populacije Dina (2.6) u odnosu na populaciju Šuma (7.3). Fenološke osobine pokazuju manje vrednosti heritabilnosti plastičnosti od morfoloških osobina u obe populacije.

Genetička korelacija iste osobine u dva svetlosna tretmana korišćena je kao mera genetičke varijabilnosti fenotipske plastičnosti. Pošto eksperimentalni dizajn sadrži tri svetlosna intenziteta, izračunate su po dve korelacije jedne osobine između dva tretmana za svaku populaciju: 1) korelacija između ispoljavanja osobine u visokom i srednjem i 2) korelacija između ispoljavanja osobine u srednjem i niskom svetlosnom tretmanu (Slika 5). Populacija Dina i Šuma se razlikuju po broju i veličini značajnih genetičkih korelacija iste osobine u dve sredine. Kod populacije Dina nalazimo 5 značajnih korelacija merenih između visokog i srednjeg intenziteta svetlosti, kao i 6 značajnih korelacija između srednjeg i niskog svetlosnog tretmana. Odvojene faktorske ANCOVA-e (za H- i L-tretman i za M- i L-tretman) radjene na populaciji Dina na standardizovanim podacima potvrdila je postojanje značajne interakcija tretman x familija samo za jednu osobinu – RN18 i to kada je analiza radjena na M- i L-tretmanu. Ovo potvrđuje da se korelacije većine ovih osobina ne razlikuju značajno od 1. Pošto su vrednosti značajnih korelacija visoke (od 0.62 do 0.92) i sve su pozitivne, može se zaključiti da postoji visok nivo podudarnosti genetičkih osnova u različitim sredinama, tj. da je veličina genetičke varijabilnosti za plastičnost ovih osobina mala. Za populaciju Šuma nije dobijena nijedna korelacija statistički značajno različita od ± 1 , pri čemu

vrednosti korelacija u oba dela svetlosnog gradijenta ne prelaze 50% (Slika 5). To bi, i pred činjenice da se ne radi o statistički značajnim korelacijama, moglo značiti znatno veću nezavisnost u evoluciji ovih osobina u različitim svetlosnim uslovima u poredjenju sa istim osobinama kod biljaka poreklom iz populacije Dina.

3.1.1.4. Fenotipske i genetičke korelacije

Fenotipske korelacije izmedju osobina do 18. dana starosti razlikuju se izmedju tri svetlosna tretmana, a takodje i izmedju populacija (Tabela 9). Na visokom intenzitetu svetlosti ustanovljen je najveći, a na niskom najmanji broj statistički značajnih fenotipskih korelacija (H – 36, M – 33 i L – 32). Razlika u broju značajnih fenotipskih korelacija izmedju tretmana uglavnom je posledica promene (povećanja) broja značajnih korelacija u populaciji Šuma na visokom i srednjem intenzitetu svetlosti. U sva tri tretmana populacija Dina ima veći broj značajnih fenotipskih korelacija od populacije Šuma. Numeričke vrednosti koeficijena korelacija variraju izmedju različitih parova osobina. U svih 6 korelacionih tablica veliki je udeo statistički značajnih negativnih korelacija (izmedju 40% i 50%). Najveći broj negativnih fenotipskih korelacija (35) ustanovljen je izmedju phyllochrona 1 i phyllochrona 2 i ostalih osobina (Tabela 9). S obzirom da osobina phyllochron predstavlja broj dana izmedju pojave dva uzastopna lista, negativne korelacije ukazuju da ubrzavanje razvića listova dovodi do povećanja vrednosti ostalih osobina. Ostale negativne fenotipske korelacije potiču iz odnosa izmedju izvedenih osobina (SR18 i NLRN18) i osnovnih osobina iz kojih su izvedene (RL18 i RN18), pa se ni ovde ne može govoriti o fenotipskom *trade-off*-u. Samo u jednom slučaju - korelacija izmedju M18 i LNRN18 u populaciji Dina na niskom intenzitetu svetlosti, dobijena korelacija ukazuje na negativnu funkcionalnu zavisnost. Na niskom intenzitetu svetlosti manji (lakši) klijanci imaju razvijeniji nadzemni deo biljke u odnosu na pozemni (izražen preko odnosa broja listova i broja korenova). Mantelov t-test pokazuje relativno visoke

vrednosti za sva poredjenja fenotipskih korelacionih matrica (0.625 do 0.922) (Tabela 10). Poredjenjem fenotipskih korelacionih matrica izmedju populacija unutar svetlosnih tretmana dobijene su statistički značajne razlike ($P = 0.0005$) za sva tri poredjenja. Poredjenjem fenotipskih korelacionih matrica unutar populacija izmedju tretmana takodje su dobijene značajne razlike ($P = 0.0005$) u svih 6 poredjenja.

Genetičke korelacije izmedju juvenilnih osobina *I. pumila* do 18. dana starosti razlikuju se kako izmedju svetlosnih tretmana tako i izmedju populacija (Tabela 11). Broj statistički značajnih genetičkih korelacija je znatno manji nego značajnih fenotipskih korelacija, što može biti rezultat manjeg uzorka pri izračunavanju genetičkih korelacija i/ili velikog uticaja variranja sredinskih faktora na korelacije fenotipskog nivoa. Kao i u slučaju fenotipskih korelacija, negativne genetičke korelacije u populaciji Dina uočene su izmedju phyllochron-a 1 i phyllochron-a 2 sa ostalim osobinama, i izvedenih osobina (NLRN18) sa njihovim osnovnim osobinama (LN18 i RN18), pa se ni ovde ne može govoriti o genetičkom *trade-off*-u. Populacija Dina pokazuje veći broj statistički značajnih genetičkih korelacija u odnosu na populaciju Šuma posle Bonferronijeve korekcije za višestruka poredjenja. Razlog toga su značajne korelacije izmedju phyllochrona 1 i 2 sa ostalim osobinama. Slično je i kada su u pitanju fenotipske korelacije. Rezultati analize fenotipskih i genetičkih korelacija jasno pokazuju da je u primenjenom eksperimentalnom dizajnu sa definisanim svetlosnim gradijentom, kovariranje brzine pojave listova i morfoloških osobina izraženije je u uzorku iz populacije Dina *I. pumila* u odnosu na populaciju Šuma. Mantelov t-test pokazuje, kao i kod fenotipskih korelacija, da postoje značajne razlike izmedju genetičkih korelacionih matrica unutar populacija u različitim tretmanima, kao i unutar tretmana za različite populacije. Sve vrednosti dobijenih verovatnoća su manje od 0.05 (Tabela 10).

3.1.1.5. Materinski efekti

Primenom različitih modela multifaktorske analize varijanse (mešani model) procenjeno je prisustvo materinskih efekata na juvenilne osobine klijanaca *I. pumila* u populaciji Dina. U složenijem modelu analizirani su efekti svetlosnog tretmana, bloka (nekontrolisanih mikrosredinskih variranja), materinske familije, materinske grupe (ugnježdjene unutar materinske familije – Recipročno(F)) i interakcije između tretmana i familije odnosno materinske grupe (ugnježdjene unutar familije) (Tabela 12). U jednostavnijem modelu analizirani su efekti bloka, materinske familije, materinske grupe (ugnježdjene unutar materinske familije) za svaki svetlosni tretman (Tabela 12). Statistički značajan efekat materinske grupe ustanovljen je za variranje mase semena, pri čemu efekat materinske familije nije pokazao statističku značajnost (Tabela 12). Analize varijabilnosti osobina životne istorije (GD, Ph1 i Ph2) pokazale su različite rezultate, zavisno od toga da li je bio uključen faktor svetlosni tretman u modelu ANCOVA-e. Efekat materinske grupe na ukupnu varijabilnost svake od tri osobine bio je statistički značajan u bar jednom svetlosnom tretmanu, iako u faktorskoj analizi kovarijanse sa faktorom tretman nije uočen materinski efekat za Ph1 i Ph2 (Tabela 12). Na klijancima starim 18 dana multifaktorskom analizom kovarijanse koja uključuje efekat tretmana dobijeni su značajni efekti familije za osobine Sh18 i RN18. Značajan materinski efekat uočen je za M18, Sh18, USM u složenijem modelu analize varijanse, dok je u jednostavnijem modelu materinski efekat bio značajan za skoro sve osobine (Tabela 12) bar u jednom svetlosnom tretmanu. Razlike u statističkim značajnostima materinskog efekta ovih osobina između složenije i jednostavnije analize varijanse delom bi se mogle objasniti efektom interakcije tretmana i materinske grupe koji je bio značajan za RL18, LN18 i LNRN18, ukazujući na značaj intenziteta svetlosti na ispoljavanje materinskih efekata.

U Tabeli 13 prikazane su komponente fenotipske varijanse za osobine klijanaca *I. pumila* poreklom iz populacije Dina gajenih pod tri različita svetlosna intenziteta (H-visok, M-srednji, L-nizak), a takodje i procentualni udeo svake od komponenti varijanse. Udeo materinskih efekata u ukupnom variranju ima relativno niske vrednosti i samo u jednom slučaju (M18) prelazi 20% (Tabele 13 i 14). Veličina materinskog efekta je specifična za svaku osobinu. Na primer, najveću vrednost heritabilnosti materinskog efekta ima M18, dok najmanju ima RN18 (Tabela 14). Izračunate vrednosti koje ukazuju na veličinu materinskog efekta na variranje svake osobine, menjaju se sa intenzitetom svetlosti (Tabele 13 i 14). Na primer, za GD vrednosti heritabilnosti materinskih efekata su 1.3, 17.8 i 16.8 za H, M i L tretman. Iako je heritabilnost karakteristika osobine u datoj populaciji, uslovno možemo reći da su prosečne vrednosti heritabilnosti materinskog efekta veće pri srednjem i niskom intenzitetu svetlosti (13.6 i 12.8) u odnosu na visoki svetlosni intenzitet (8.5).

Da bismo poredili variranje materinskih efekata izmedju različitih juvenilnih osobina, izračunat je koeficijent materinske varijacije - CV_M . U odnosu na sva tri svetlosna tretmana zajedno, najveću vrednost CV_M imaju GD (10%) i M18 (32%) (Tabela 14.). Takodje, vrednosti CV_M za svaku osobinu zavise od svetlosnih tretmana. Na primer, CV_M za GD iznosi 3%, 13% i 11% u H-, M- i L-tretmanu; za RL18, 6%, 6% i 13%, u H-, M- i L-tretmanu. Prosečne vrednosti koeficijenta materinske varijacije za svih 11 osobina imaju najmanju vrednost na visokom intenzitetu svetlosti (4.5%), a najveću na niskom intenzitetu (7.6%), dok na srednjem intenzitetu svetlosti koeficijent materinske varijacije ima intermedijernu vrednost (6.8%) (Tabela 14).

Materinske korelacije izmedju tretmana za svaku osobinu izračunate su kao Pearson-ovi koeficijenti korelacije izmedju razlika srednjih vrednosti materinskih grupa i ukupne srednje vrednosti materinske familije u dva tretmana.

Materinske korelacije za svaku osobinu izmedju tretmana izračunate su za dve kombionacije intenziteta svetlosti: izmedju H- i M-tretmana, i izmedju M- i L-tretmana (Slika 6). U oba dela svetlosnog gradijenta, broj značajnih materinskih korelacija bio je mali – ukupno 3, za M18, RL18 i SR18, što je delimično i rezultat malog uzorka, kao i primene Bonferronijeve korekcije za višestruka poredjenja. Analizom varijanse na standardizovanim podacima nisu ustanovljene statistički značajne interakcije tretman x materinska grupa za osobine kod kojih su materinske korelacije izmedju sredina bile statistički značajne. Na osnovu ovih rezultata se može zaključiti da se materinske korelacije ovih osobina u dve sredine ne razlikuju značajno od 1, odnosno da se rankovi materinskih grupa uglavnom ne menjaju sa promenom svetlosnih uslova primenjenih u ovom eksperimentu.

Materinske korelacije izmedju osobina klijanaca *I. pumila* izračunate su za svaki svetlosni tretman posebno (Tabela 15). Iako razlike nisu velike, primetno je da se sa smanjenjem intenziteta svetlosti smanjuje broj statistički značajnih materinskih korelacija (od 11 u visokom do 8 u niskom svetlosnom tretmanu). Ova razlika broja značajnih korelacija potiče od većeg broja značajnih materinskih korelacija izmedju Ph1 i Ph2 i ostalih osobina na visokom intenzitetu svetlosti. Sve statistički značajne korelacije su pozitivne. Najveće vrednosti na H-tretmanu su izmedju Ph1 i USM (0.87), kao i izmedju M18 i Ph2 i LN18 (0.81). Na srednjem i niskom intenzitetu svetlosti najveće vrednosti korelacija takodje su iznad 0.80 (na primer izmedju Ph2 i ShL18 ili M18 i ShL18) (Tabela 15). Poredjenje materinskih korelacionih matrica izmedju tretmana uradjeno je Mantel-ovim t-testom. Iako su vrednosti Mantel-ovog t-testa bile relativno male, dobijene su značajne razlike izmedju sve tri korelacione matrice (Tabela 10).

3.2 Osobine ispitivane na biljkama starim 6 meseci

3.2.1. Fenotipski odgovor na promenu intenziteta svetlosti

3.2.1.1. Varijabilnost izmedju populacija

Svetlosni uslovi pod kojima su gajeni klijanci *I. pumila* značajno su uticali na sve aspekte fenotipa: morfologiju, anatomiju i fiziologiju (Slika 7). Srednje vrednosti svih morfoloških osobina (broj listova, dužina najvećeg lista, totalna lisna površina i specifična lisna površina), osim širine najvećeg lista, povećavaju se sa smanjenjem intenziteta svetlosti (Tabela 1). Suprotan trend uočen je za anatomske osobine: gustina stoma, širina poprečnog preseka lista, broj provonih snopića, širina sklerenhima i širina kutikule (Tabela 1). Na fiziološke osobine (ukupna količina hlorofila i odnos hlorofila a i b) promena intenziteta svetlosti ima slabiji uticaj nego na preostale osobine (Slika 7 i Tabela 1). Prosečna vrednost koeficijenta varijacije za 12 osobina u populaciji Dina ima slične vrednosti u sva tri tretmana (19.1%, 18.9% i 19%), dok se u populaciji Šuma povećava sa smanjenjem intenziteta svetlosti (16.2%, 18% i 21.9%) (Tabela 1). To znači da se u populaciji Šuma sa smanjenjem intenziteta svetlosti povećava disperzija vrednosti pojedinačnih merenja ovih osobina oko srednje vrednosti.

Analiza komponenti fenotipske varijanse osobina biljaka starih 6 meseci uradjena je primenom metoda ANOVA-e umesto ANCOVA-e sa masom semena kao kovarijablom, budući da je faktorskom analizom varijanse utvrđeno da masa semena nema značajne efekte na osobine biljaka te starosti. U hijerarhijskoj analizi varijanse (mešani model) dobijen je značajan efekat tretmana za sve morfološke i anatomske osobine, kao i za odnos hlorofila a i b (Tabela 16), što ukazuje na sposobnost genotipova *I. pumila* da menjaju svoje fenotipske vrednosti u zavisnosti od svetlosnih uslova. Samo za količinu hlorofila nije dobijen značajan efekat tretmana (Tabela 16), iako Scheffe-ov test pokazuje da postoje statistički značajne razlike u veličini srednjih vrednosti izmedju H- i L-tretmana (Tabela 17). Scheffe-ov test multipnog poredjenja uradjena na čitavom uzorku

pokazuje da se kod većine osobina razlikuju srednje vrednosti sva tri tretmana na nivou značajnosti od $\alpha = 0.05$ (Tabela 17). Dužina najvećeg lista ima statistiki značajno manju vrednost pri visokom intenzitetu svetlosti, dok su srednje vrednosti ove karakteristike slične u srednjem i niskom intenzitetu svetlosti ($P > 0.05$). Anatomske osobine: širina poprečnog preseka i broj provodnih snopića imaju slične srednje vrednosti u visokom i srednjem intenzitetu svetlosti ($P > 0.05$), ali se značajno razlikuju od srednjih vrednosti na niskom intenzitetu. Za količinu hlorofila dobijeno je da se srednje vrednosti H- i L-tretmana razlikuju, dok se srednja vrednost osobine u M-tretmanu nalazi između ove dve (Tabela 17). Biljke poreklom iz populacije Šuma u svim tretmanima imaju veće vrednosti morfoloških osobina od onih poreklom iz populacije Dina (Tabela 1 i Slika 7). Na primer, totalna lisna površina kod Šumske populacije je 81.3 cm², 126.7 cm² i 133.9 cm², a kod Dinske populacije 71.2 cm², 114.4 cm² i 132.6 cm² u H, M i L-tretmanu. I pored ovih razlika, ni za jednu morfološku osobinu, kao ni za anatomske i fiziološke osobine, nije dobijen značajan efekat populacije u faktorskoj analizi varijanse (Tabela 16). Takođe, nije ustanovljen značajan efekat interakcije tretman x populacija za variranje ni jedne analizirane osobine, što ukazuje da ne postoji značajna varijabilnost fenotipske plastičnosti ovih osobina na nivou populacija. Drugim rečima, obrasci fenotipskog odgovora na promenu intenziteta svetlosti slični su u obe populacije. Za variranje svih osobina, izuzev količine hlorofila, ustanovljen je značajan efekat familije. U mešanom (engl. *mixed*) modelu analize varijanse ovaj rezultat ukazuje da unutar populacija postoji značajna genetička korelacija iste osobine između različitih svetlosnih sredina. Statistički značajan efekat interakcije tretman x familija(P) na totalno variranje osobina dužina lista i ukupna lisna površina ukazuje na postojanje statistički značajne genetičke varijabilnosti za plastičnost ovih osobina unutar populacija. Za većinu osobina najveći udeo u ukupnoj fenotipskoj varijabilnosti imala je varijabilnost unutar grupe (rezidualna varijansa) (Tabela 18). Njen udeo u ukupnom fenotipskom variranju kretao se od 27% do 79%, a za

većinu osobina iznosio je preko 50%. Sredinski uslovljena varijabilnost (tretman) imala je, takodje, relativno veliki udeo (od 42% do 59%) u ukupnom variranju, uglavnom morfoloških osobina (Tabela 18). Komponenta varijanse poreklom od razlika izmedju familija imala je vrednosti od 10% - 15% za četiri osobine (LW, STh, Chl i ChlAB). Udeo varijabilnosti uzrokovane inter-populacionim razlikama u ukupnoj varijabilnosti iznosio je manje od 10% za sve ispitivane osobine biljaka starih 6 meseci. Sličan udeo u ukupnom variranju imale su i interakcije tretman x populacija i tretman x familija (P).

3.2.1.2. Varijabilnost unutar populacija i norme reakcije

Populacija Dina – Promena intenziteta svetlosti značajno je uticala na fenotipsku ekspresiju svih morfoloških i većine anatomskih osobina biljaka *I. pumila* starih 6 meseci, poreklom iz populacije Dina (Tabela 19). Značajan efekat svetlosnog tretmana u faktorskoj analizi varijanse nije ustanovljen ni za jednu fiziološku osobinu, kao ni za anatomsku osobinu broj provodnih snopića. Scheffe-ov test pokazuje da se kod većine osobina statistički značajno razlikuju ($P < 0.05$) srednje vrednosti u sva tri svetlosna tretmana (Tabela 17). Fiziološke osobine nisu pokazale značajne razlike u prosečnim vrednostim izmedju parova tretmana. Za treću osobinu (WBN) kod koje faktorska analiza nije dala značajan efekat tretmana postoje značajne razlike u prosečnim vrednostima izmedju tretmana visokog i niskog intenziteta svetlosti, dok se vrednost ove osobine u M-tretmanu ne razlikuje značajno od druga dva tretmana (Tabela 17). Faktorske analize varijanse za populaciju Dina pokazuju da postoji statistički značajan efekat familije za sve osobine osim ukupne količine hlorofila. Ovaj rezultat ukazuje na postojanje pozitivne genetičke korelacije izmedju ekspresije ovih osobina u različitim svetlosnim tretmanima (Fry 1992). Na Slici 4 prikazane su norme reakcija pojedinačnih familija poreklom iz populacije Dina, kao i srednje vrednosti karakteristika svih familija merenih u tri svetlosna tretmana. Za većinu osobina, norme reakcija familija nisu

paralelne sredinskoj (x) osi, što ukazuje na opštu sposobnost biljaka *I. pumila* poreklom iz populacije Dina da odgovore na promenu intenziteta svetlosti promenom fenotipa. Ovo potvrđuju i rezultati faktorske analize varijanse u kojoj je za 4 osobine dobijena značajna interakcija tretman x familija (Tabela 19). Analiza varijanse na standardizovanim podacima potvrdila je da je statistička značajnost ovih interakcija prevashodno rezultat promene ranga familija u različitim svetlosnim tretmanima. Za tri osobine, broj provodnih snopića, ukupna količina hlorofila i odnos hlorofila a i b, nagib normi reakcija u odnosu na sredinsku osu znatno je manji, što ukazuje da ove osobine imaju manji potencijal za promenu fenotipske vrednosti kao odgovora na promenu intenziteta svetlosti u odnosu na ostale osobine merene posle 6 meseci (statistički neznačajan efekat tretmana u analizi varijanse). Procenjene vrednosti komponenti fenotipske varijanse osobina merenih na biljkama starim 6 meseci u sva tri svetlosna tretmana prikazane su na Tabeli 20. Najveći udeo u ukupnoj fenotipskoj varijabilnosti imala je za sve ispitivane osobine u sva tri tretmana rezidualna varijansa (preko 50% za sve osobine). Udeo efekta bloka u ukupnoj varijansi iznosio je manje 10% za sve osobine u svim tretmanima. Procenjeni udeo genetičke varijanse (familija) u ukupnoj varijabilnosti ('heritabilnost u širem smislu') imao je vrednosti između 10-40% (Tabele 20 i 21). Heritabilnosti osobina u različitim svetlosnim tretmanima značajno su se razlikovale. Na primer, vrednosti heritabilnosti za TLA iznosile su 30, 23 i 34, a za LL, 27, 31 i 37 u H-, M- i L-tretmanu.

Populacija Šuma – Promena intenziteta svetlosti značajno je uticala na fenotipsku ekspresiju svih morfoloških i anatomskih osobina biljaka *I. pumila* starih 6 meseci, poreklom iz ove populacije, dok uticaj svetlosnog intenziteta na variranje fizioloških osobina nije bio statistički značajan (Tabela 19). Za razliku od populacije Dina, Scheffe-ov test multipnog poredjenja osobina biljaka iz populacije Šuma pokazao je značajnu razliku u srednjim vrednostima između tri tretmana samo za 4 osobine (LN, LW, SLA i

SD; Tabela 17). Kod većine osobina, srednje vrednosti u M- i L-tretmanu ne razlikuju se značajno ($P > 0.05$), ali značajno odstupaju od H-tretmana ($P < 0.05$). Za razliku od populacije Dina, kod biljaka poreklom iz populacije Šuma efekat familije nije bio značajan za variranje svih osobina. Faktorska analiza varijanse potvrdila je značajan efekat familije za sledeće osobine: LW, SLA, SD, WBN, STh, CTh i ChlAB, što ukazuje na postojanje značajnih pozitivnih korelacija u ispoljavanju ovih osobina u različitim svetlosnim tretmanima. Statistički značajna interakcija tretman x familija ustanovljena je za dve osobine: LL i TLA (Tabela 19), što implicira odsustvo genetičke varijabilnosti za fenotipsku plastičnost većine osobina. Ipak, na Slici 4 mogu se uočiti brojna ukrštanja normi reakcija koja ukazuju mogućnost diferencijalnog odgovora genotipova na promenu intenziteta svetlosti. Najveći udeo u ukupnoj varijansi imala je u svim svetlosnim tretmanima rezidualna varijansa (između 52% i 99%) (Tabela 20). Procenjen udeo genetičke varijanse u ukupnoj fenotipskoj varijansi ('heritabilnost u širem smislu') imao je različite vrednosti (od 3% za WBN do preko 40% za Chl). Heritabilnosti iste osobine u različitim svetlosnim tretmanima značajno su se razlikovale. Na primer, vrednosti heritabilnosti za TLA iznosile su 19%, 6% i 25% na H-, M- i L-tretmanu (Tabele 20 i 21). Prosečne vrednosti heritabilnosti bile su niže za populaciju Šuma u sva tri tretmana: 11%, 10% i 15% za Šumu i 22%, 16% i 24% za Dinu u H-, M- i L-tretmanu.

3.2.1.3. Fenotipska plastičnost

Srednje vrednosti i koeficijenti varijacije fenotipske plastičnosti za 12 osobina biljaka starih 6 meseci prikazani su u Tabeli 22. Prosečne vrednosti fenotipske plastičnosti (FP) kod *I. pumila* zavisile su kako od tipa osobine tako i od dela svetlosnog gradijenta u kome je plastičnost merena. Fenotipska plastičnost morfoloških osobina imala je veće vrednosti od plastičnosti anatomskih osobina, dok su veličine plastičnih odgovora fizioloških osobina bile najmanje (Tabela 22). Za morfološke osobine vrednost fenotipske

plastičnosti između visokog i srednjeg intenziteta svetlosti ($FP_{H,M}$) imala je veću prosečnu vrednost od one merene između srednjeg i niskog intenziteta svetlosti ($FP_{M,L}$) u obe populacije (Tabela 22). Anatomske osobine pokazuju ovakav trend samo kod populacije Dina, dok fiziološke osobine ne pokazuju ovakav trend. U uslovima smanjene svetlosti (M i L tretman), najveću vrednost indeksa plastičnosti ima SLA kod obe populacije. Izuzetak je Chl a/b u populaciji Dina ($FP_{M,L} = 19.6$). U uslovima jačeg intenziteta svetlosti (H i M tretman) najveće vrednosti indeksa plastičnosti u obe populacije opet imaju dve morfološke osobine: TLA i SLA (Tabela 22). Značajne razlike indeksa plastičnosti između dva dela svetlosnog gradijenta (H- i M- tretman vs. M- i L- tretman) dobijene su za 4 od 5 morfoloških osobina u obe populacije. Kod anatomskih osobina ove razlike su značajne samo za dve od 5 osobina u populaciji Dina, ali ne i u populaciji Šuma. Kod fizioloških osobina nisu nađene značajne razlike indeksa plastičnosti ni za jednu osobinu u obe populacije (Tabela 22). Koeficijenti varijacije fenotipske plastičnosti (CV) imali su prosečno veće vrednosti od odgovarajućih indeksa plastičnosti, koje su se za većinu osobina kretale između 50% i 90% (Tabela 22). Za obe populacije morfološke osobine imale su najmanje vrednosti CV (48%, 56%, 53% i 66%), anatomske osobine su imale srednje vrednosti CV (63, 67, 70 i 66) a fiziološke osobine imale su najveće vrednosti CV (89%, 92%, 77% i 74%). Broj značajnih razlika u veličini CV između različitih delova svetlosnog gradijenta bio je manji nego broj značajnih razlika indeksa plastičnosti (Tabela 22).

Morfološke osobine pokazuju veće vrednosti heritabilnosti plastičnosti od anatomskih i fizioloških osobina (Tabela 18).

Genetičke korelacije jedne osobine u dve sredine za osobine merene na biljkama *I. pumila* starim 6 meseci prikazane su na Slikama 8A i 8B. Za populaciju Dina prikazana su dva grafika – za svaki deo svetlosnog gradijenta. Genetičke korelacije između visokog i srednjeg intenziteta svetlosti bile su statistički značajno različite od 0 samo za dužinu

najvećeg lista ($r = 0.82$) i za gustinu stoma ($r = 0.74$) (Slika 8A). Analiza varijanse na standardizovanim podacima pokazala je da interakcija tretman x familija nije bila statistički značajna za ove osobine što znači da ove korelacije nisu značajno različite od 1. Pošto se radi o visokim i pozitivnim korelacijama može se zaključiti da ove dve osobine imaju nizak nivo genetičke varijabilnosti za plastičnost. U nižem delu svetlosnog gradijenta za populaciju Dina nalazimo pozitivne, visoke i statistički značajno različite od 0 korelacije za 4 osobine: LW ($r = 0.84$), WBN ($r = 0.90$), CTh ($r = 0.74$) i SLA ($r = 0.74$) (Slika 8B). Analiza varijanse na standardizovanim podacima pokazala je i za ove osobine da interakcija tretman x familija nije bila statistički značajna što znači da ove korelacije nisu značajno različite od 1, tj. da za većinu familija nije prisutna promena ranga pri promeni svetlosnog tretmana. Za ove osobine možemo zaključiti da postoje genetička ograničenja nezavisne evolucije u ova dva tretmana tj. srednjem i niskom svetlosnom intenzitetu. Za biljke poreklom iz populacije Šuma nije dobijena nijedna značajna korelacija vrednosti osobina u dva tretmana (Slike 8A i 8B.). Koeficijenti korelacije nemaju visoke vrednosti i u većini slučajeva su pozitivni. Iako ni jedna od ovih korelacija nije statistički značajna, pa nije radjena analiza varijanse na standardizovanim podacima, rezultati ukazuju da možemo smatrati verovatnim da je za ove osobine prisutan nizak nivo podudarnosti genetičkih osnova u različitim sredinama, što znači da imaju značajnu varijabilnost plastičnosti. Na ovaj zaključak navode i brojna ukrštanja normi reakcija familija kad su u pitanju ove osobine (Slika 7).

3.2.1.4. Fenotipske i genetičke korelacije

Analize fenotipskih korelacija izmedju 12 osobina biljaka *I. pumila* starih 6 meseci, pokazale su velike razlike u statističkoj značajnosti, veličini i znaku koeficijenata korelacije, kako izmedju svetlosnih tretmana, tako i izmedju populacija (Tabela 23). Najveći broj statistički značajnih korelacija ustanovljen je u tretmanu srednjeg intenziteta

svetlosti (43), nešto manji na niskom (37), a najmanje na visokom intenzitetu svetlosti (26). Populacija Dina u sva tri tretmana ima veći broj statistički značajnih korelacija u odnosu na populaciju Šuma. U sva tri tretmana, za obe populacije, utvrđen je veći broj značajnih pozitivnih od negativnih korelacija. Najveći broj negativnih fenotipskih korelacija ustanovljen je između osobina koje ne pripadaju istom tipu (morfoloških i anatomskih). Fenotipske korelacije između morfoloških osobina uglavnom su pozitivne, osim za kovariranje osobina SLA i LW. Ovakav obrazac korelacije ukazuje da ako je povećanje SLA sa smanjenjem intenziteta svetlosti uzrokovano uglavnom povećanjem površine lista, onda je povećanje dužine lista uz smanjenje njegove širine osnovna morfološka promena lista *I. pumila* u ovim uslovima. U slučaju grupe anatomskih osobina, ustanovljene su statistički značajne negativne fenotipske korelacije između gustine stoma (SD) i širine poprečnog preseka lista i širine sklerenhima (Tabela 23). U svim tretmanima i obe populacije, fenotipske korelacije između ukupne količine hlorofila i odnosa hlorofila a i b (fiziološke osobine) bile su negativne i uglavnom statistički značajne. Interesantno je da, iako faktorska ANOVA nije detektovala značajan efekat svetlosnog tretmana ni u jednoj populaciji, evidentno je da sa smanjenjem intenziteta svetlosti dolazi do smanjenja ukupne količine hlorofila uz istovremeno povećanje odnosa hlorofila a i b (Tabela 1). Mantelov t-test poredjenja fenotipskih korelacionih matrica istih tretmana između populacija, kao i između tretmana unutar populacija, ukazuje na značajne razlike u svim poredjenjima ($P = 0.0005$) (Tabela 24).

Genetičke korelacije osobina biljaka *I. pumila* starih 6 meseci razlikuju se između tretmana i populacija (Tabela 25). Broj statistički značajnih genetičkih korelacija manji je od značajnih fenotipskih korelacija (2 do 4 po korelacionoj matrici) (Tabela 25). Prema broju značajnih genetičkih korelacija, dve populacije su slične. U većini korelacionih matrica prisutne su značajne korelacije između ukupne lisne površine i osobina iz kojih je ta osobina izvedena (LN, LL i LW). Interesantno je da su korelacije između vrednosti

ukupne količine hlorofila i odnosa hlorofila a i b, slično vrednostima fenotipskih korelacija izmedju ovih osobina, visoke i negativne. Takodje su prisutne, uvek negativne i uglavnom značajne ili blizu značajnosti, korelacije izmedju specifične površine lista i debljine kutikule. Ovakav rezultat ukazuje da promena SLA kod *I. pumila* nije uzrokovana isključivo promenom morfologije lista (dužina i širina lista), već i promenom anatomije tj. promenom debljine kutikule. Mantelov t-test pokazuje da, kao i kod fenotipskih korelacija, postoje značajne razlike u strukturi genetičkih korelacionih matrica unutar populacija izmedju različitih tretmana, kao i izmedju populacija za iste tretmane (Tabela 24).

3.2.1.5. Materinski efekti

Na osobinama biljaka *I. pumila* starim 6 meseci poreklom iz populacije Dina uradjena je faktorska analiza varijanse sa ugnježdjenjem (mešani model). Procenjen je efekat svetlosnog tretmana, familije, materinske grupe (ugnježdjene u familiju) i dve interakcije: tretman x familija kao i tretman x materinska grupa (Tabela 26). Takodje je uradjena faktorska ANOVA sa ugnježdjenjem za svaki od tri svetlosna tretmana posebno (Tabela 26). Faktorska ANOVA koja je uključivala i efekat tretmana je pokazala da postoji značajan efekat tretmana na variranje svih morfoloških osobina (LN, LL, LW, TLA i SLA). Osim u analizi varijanse osobine LN, za variranje merenih osobina efekat familije bio je statistički značajan (Tabela 26). Efekta materinske grupe nije bio značajan ni za jednu od 5 morfoloških osobina u složenijoj faktorskoj analizi varijanse ali je za dve osobine bio značajan u po jednom svetlosnom tretmanu: za LN na niskom ($P < 0.0001$) a za LW na srednjem ($P = 0.0055$) intenzitetu svetlosti. To znači da bi vanjedarni materinski efekti mogli značajnije da doprinesu variranju ove dve osobine kod biljaka *I. pumila* u jednom delu svetlosnog gradijenta. Statistički značajan efekat interakcije tretman x familija je dobijen za osobinu LL ($P < 0.0001$), dok je značajan efekat interakcije tretman

x materinska grupa dobijen za LN ($P = 0.0333$) (Tabela 26). Analiza varijanse za anatomske osobine dala je slične rezultate. Efekat svetlosnog tretmana bio je visoko statistički značajan za svih 5 anatomskih osobina (Tabela 26). Efekat familije bio je statistički značajan, kako u ANOVA-i koja je uključivala i tretman tako i u ANOVA-ma koje su radjene za svaki tretman posebno, za 4 anatomske osobine: NS, aLW, WBN i STh, dok je za CTh dobijen značajan efekat familije samo u faktorskoj analizi na srednjem intenzitetu svetlosti (Tabela 26). Marginalno značajan efekat materinske grupe dobijen je samo u faktorskoj analizi varijanse koja je uključivala efekat tretmana za gustinu stoma ($P = 0.0498$). Ni za jednu anatomsku osobinu nije dobijen značajan efekat interakcija, što znači da nije detektovana varijabilnost plastičnosti familija ili materinskih grupa unutar familija u delu svetlosnog gradijenta primenjenom u eksperimentu. Za fiziološke osobine (ukupna količina hlorofila i odnos hlorofila a i b) nije dobijen značajan efekat svetlosnog tretmana u faktorskoj analizi varijanse (Tabela 26). Efekat familije bio je značajan za obe navedene osobine u faktorskoj analizi koja je uključivala efekat tretmana (Tabela 26). U faktorskim analizama po tretmanima za Chl značajan efekat familije je bio na niskom intenzitetu svetlosti, a za ChlAB na srednjem i niskom intenzitetu svetlosti (Tabela 26). Efekat materinske grupe (Recipročno(F)) bio je značajan za Chl u oba modela faktorske analize. Dobijeni rezultati ukazuju da je prisutan značajan uticaj svetlosnog tretmana na ispoljavanje materinskih vanjedarnih efekata na količinu hlorofila. Na niskom intenzitetu svetlosti zbog smanjenog uzorka nije bilo moguće odrediti efekat materinske grupe unutar familije.

U Tabeli 27 prikazane su komponente fenotipske varijanse i njihov procentualni udeo za osobine klijanaca *I. pumila* poreklom iz populacije Dina, gajenih pod tri različita svetlosna intenziteta (H-visok, M-srednji, L-nizak). Najveći doprinos variranju svih osobina ima rezidualna varijansa. Jedino za ukupnu količinu hlorofila u H-tretmanu, varijansa materinske grupe je veća od rezidualne varijanse (61%; Tabela 27). Materinska

varijansa u gotovo polovini analiza ima vrednost nula, što je rezultat primenjenog metoda maksimalne verodostojnosti sa ograničenjima (eng. *restricted maximum likelihood*) koji procenjene negativne varijanse svodi na nulu. Udeo materinskih vanjedarnih efekata u ukupnoj fenotipskoj varijansi specifičan je za svaku osobinu. Kod većine osobina ne prelazi vrednost od 10%. Veliki udeo materinske varijanse u ukupnom variranju imaju, pored pomenute vrednosti za Chl, još i LN na niskom (36%) i LW na visokom (20%) intenzitetu svetlosti. Vrednost materinske varijanse varira i zavisno od svetlosnog tretmana u kome su biljke rasle. Na primer, vrednosti materinske varijanse za LN su: 6%, 7% i 35% na H- M- i L-tretmanu. Za TLA vrednosti su: 2%, 5% i 15% na H-, M- i L-tretmanu (Tabela 27). U Tabeli 28 prikazane su vrednosti heritabilnosti materinskog efekta (m^2) u svakom od tri svetlosna tretmana (H, M i L) i takodje za sva tri tretmana zajedno (A). Prosečne vrednosti m^2 na visokom i niskom intenzitetu svetlosti (8.3% i 7.3%) dvostruko su veće od prosečnih vrednosti na srednjem intenzitetu svetlosti (3.1%) i takodje u odnosu na prosek sva tri tretmana (3.5%). Najveći doprinos tim razlikama daju fiziološke osobine. Pošto su različiti tipovi osobina mereni na biljkama starim 6 meseci, u cilju poredjenja veličine materinskih efekata izračunati su koeficijenti varijacije materinskog efekta (CV_M) i prikazani u Tabeli 28. Fiziološke osobine imaju visoke vrednosti CV_M , dok koeficijenti varijacije materinskih efekata ostalih osobina ne prelaze 10% odnosno, imaju sličan opseg variranja u celom svetlosnom gradijentu.

Varijabilnost materinskih vanjedarnih efekata procenjena je i preko materinskih korelacija istih osobina u dva svetlosna tretmana (Slika 9). U oba dela svetlosna gradijenta (H-M i M-L) nisu dobijene materinske korelacije osobina izmedju parova sredina statistički značajno različite od nule. Korelacije su uglavnom pozitivne i niskih vrednosti (od 0% do 50%). Pošto ni jedna od ovih korelacija nije statistički značajna u našem uzorku, možemo smatrati da je za ove osobine prisutan nizak nivo podudarnosti ispoljavanja materinskih efekata u različitim svetlosnim sredinama.

Materinske korelacije između osobina merenih na biljkama *I. pumila* starim 6 meseci prikazane su za sva tri tretmana u Tabeli 29. Broj značajnih korelacija je nizak i sličan u svim svetlosnim tretmanima (H – 5; M – 5; L – 6). Sve statistički značajne korelacije su pozitivne. Najveće vrednosti materinskih korelacija na visokom intenzitetu svetlosti dobijene su između STh i LTh ($r = 0.80$). Na srednjem i niskom intenzitetu svetlosti najveće vrednosti imaju materinske korelacije između ukupne površine lista i osobina iz kojih je dobijena ova osobina (LN, LL i LW) (Tabela 29). Vrednosti r -statistike Mantelovog t -testa su bile relativno male pri poredjenju materinskih korelacionih matrica dobijenih u različitim sredinama (Tabela 24). Ni za jedno od tri poredjenja nije dobijena statistički značajna razlika između korelacionih matrica ($P > 0.05$), što znači da se obrazac povezanosti između materinskih efekata različitih osobina nije značajno menjao sa promenom svetlosnih uslova u kojima su biljke gajene.

3.3. Varijabilnost u ontogenetskim putanjama i njihovim plastičnostima

“*Repeated Measures*” analiza varijanse uradjena je na četiri osobine klijanaca *I. pumila* (broj listova, dužina najvećeg lista, širina najvećeg lista i površina najvećeg lista) merenih u šest dvonedeljnih intervala. Rezultati univarijantnih analiza sumirani su u Tabeli 30, a multivarijantnih analiza u Tabeli 31. Slike 10, 11, 12 i 13 prikazuju ontogenetske putanje svih familija poreklom iz dve populacije u tri svetlosna tretmana za četiri osobine. Pošto test ‘sferičnosti’ (engl. *test of sphericity*) pokazuje da nisu postignute osnovne statističke pretpostavke univarijantne analize ponovljenih merenja ($P < 0.001$), u objašnjenju efekata koristiće se korigovane P -vrednosti, prema Greenhouse-Geisseru („G-G”) i Huynh-Feldtu („H-F”), a takodje i rezultati multivarijantne analize koji su nezavisni od navedenih statističkih pretpostavki.

U univarijantnim i u multivarijantnim analizama, efekat vremena (Vreme) bio je visoko statistički značajan ($P > 0.0001$) za sve četiri osobine (Tabele 30 i 31), ukazujući na povećavanje broja listova, visine biljke, širine i površine najvećeg lista tokom vremena u obe populacije i sva tri svetlosna tretmana (Slike 10 - 13).

Efekat tretmana bio je statistički značajan za variranje sve četiri osobine ($P < 0.0009$) (Tabela 30), što ukazuje da se srednje vrednosti nivoa ontogenetskih putanja ovih osobina za svih šest ponovljenih merenja zajedno statistički značajno razlikuju između izabраних svetlosnih tretmana.

Efekat populacije bio je statistički značajan za broj listova ($P = 0.0323$) i širinu najvećeg lista ($P < 0.0001$), ukazujući da se prosečne vrednosti nivoa ontogenetskih putanja ovih osobina za svih 6 merenja zajedno razlikuju između populacija Dina i Šuma.

U univarijantnim i u multivarijantnim analizama uočen je statistički značajan efekat interakcije vreme x tretman ($P > 0.0005$) za sve četiri osobine (Tabele 30 i 31), ukazujući na postojanje statistički značajnih razlika u obliku (nagibu) prosečnih ontogenetskih putanja merenih osobina između tri svetlosna tretmana. Na osnovu analize izgleda ovih ontogenetskih putanja uočljivo je da je broj listova klijanaca veći ukoliko su gajeni na višem intenzitetu svetlosti (Slike 10 - 13). Takođe se može primetiti da stopa povećanja broja listova nije ista u različitim svetlosnim tretmanima, što je posebno uočljivo kod biljaka poreklom iz populacije Šuma (Slika 14). Visina biljaka zavisi od intenziteta svetlosti pa su biljke koje su gajene na niskom intenzitetu najizduženije, a najniže su one gajene na visokom intenzitetu svetlosti u obe populacije. Takođe, stopa rasta biljaka različita je u različitim svetlosnim tretmanima (Slika 14). Biljke koje su gajene na srednjem i niskom intenzitetu svetlosti imale su slične vrednosti visine tokom prvih vremenskih intervala, zatim se razlika u visini među njima povećava, da bi se posle šest uzastopnih dvonedeljnih vremenskih intervala ta razlika ponovo smanjila, pa biljke gajene na niskom i srednjem intenzitetu poreklom iz obe populacije ponovo imaju veoma

slične vrednosti za visinu. Prosečna vrednost širine najvećeg lista najveća je kod biljaka gajenih na visokom, a najmanja kod biljaka gajenih na niskom intenzitetu svetlosti u obe populacije. Stopa povećanja širine listova se razlikuje u različitim intenzitetima svetlosti, što posebno dolazi do izražaja tokom nekoliko poslednjih vremenskih intervala merenja, tj. nakon trećeg dvonedeljnog intervala kod biljaka poreklom iz populacije Dina, i nakon četvrtog intervala kod biljaka poreklom iz populacije Šuma (Slika 16). Prosečna površina najvećeg lista je slična za sva tri svetlosna tretmana kod prvog od šest dvonedeljnih intervala merenja kod obe populacije (Tabela 1 i Slika 17). Tokom kasnijih merenja pojavljuju se razlike između biljaka gajenih na različitim intenzitetima svetlosti, pri čemu su vrednosti površine lista kod biljaka gajenih na niskom i srednjem intenzitetu svetlosti slične tokom celog intervala merenja, dok je površina lista kod biljaka gajenih na visokom intenzitetu svetlosti na početku i na kraju intervala slična onim izmerenim na preostala dva tretmana, ali se znatno razlikuje od njih na drugom, trećem, četvrtom i petom merenju (četiri, šest, osam i deset nedelja posle 18. dana) (Slika 17).

Statistički značajan efekat interakcije vreme x populacija dobijen je u univarijantnoj analizi za osobine visina biljke ($P = 0.0267$) i širina najvećeg lista ($P = 0.0062$), što ukazuje da za ove dve osobine postoje genetičke razlike u obliku (nagibu) prosečnih ontogenetskih putanja između populacija. Značajnost ovog efekta ukazuje da se populacija Dina i Šuma razlikuju u svojim putanjama rasta za osobine visina biljke (dužina najvećeg lista) i širina najvećeg lista. Za osobinu broj listova, korigovana vrednost P je na granici statističke značajnosti ($P = 0.0627$ i $P = 0.0471$), dok za osobinu površina lista ovaj efekat nije statistički značajan ($P = 0.2018$ i $P = 0.1968$) (Tabela 30). Multivarijantna analiza pokazuje razliku u odnosu na univarijantnu kada je u pitanju efekat interakcije vreme x populacija samo u pogledu osobine broja listova, koji je u ovoj analizi statistički značajan ($P = 0.0441$; Tabela 31). S obzirom na značajno odstupanje od osnovnih statističkih pretpostavki univarijantne analize (test sferičnosti: $P < 0.001$),

možemo prihvatiti da i za osobinu broj listova postoji značajna genetička razlika između populacija u nivou njihovih prosečnih ontogenetskih putanja.

Efekt interakcije vreme x familija (P) statistički je značajan za sve četiri osobine u uni- i multivarijantnoj analizi ($P < 0.0001$) (Tabele 30 i 31), ukazujući na genetičke razlike u rastu na nivou genotipova, odnosno razlike između familija u obliku njihovih ontogenetskih putanja. Za sve četiri osobine uočava se ukrštanje većeg broja normi reakcija kako u populaciji Dina tako i u populaciji Šuma (Slike 10 – 13).

Statistički značajna genetička varijabilnost za plastičnost ontogenetskih putanja između populacija (značajna interakcija vreme x tretman x populacija) uočena je jedino za osobinu broj listova i u univarijantnoj i u multivarijantnoj analizi (Tabele 30 i 31). Ovi rezultati ukazuju da razlike u obliku ontogenetskih putanja između populacija zavise od intenziteta svetlosti pod kojim se odvijalo razviće listova.

Statistički značajna genetička varijabilnost za plastičnost ontogenetskih putanja između familija unutar populacija (značajna interakcija vreme x tretman x familija(P)) uočena je u univarijantnoj analizi za tri osobine: broj listova ($P < 0.0001$), visina biljke ($P < 0.0071$) i površina najvećeg lista ($P < 0.0108$) (Tabela 30). Rezultati multivarijantne analize su slični rezultatima univarijantne s tom razlikom što su za osobine visina biljke i površina najvećeg lista vrednosti F-testa na granici značajnosti ($P = 0.0507$ i $P = 0.0597$) (Tabela 31).

Da bi se utvrdilo u kom vremenskom intervalu dolazi do ispoljavanja značajnih razlika u nivou i/ili obliku ontogenetskih putanja između tretmana, populacija i familija, uradjena je analiza kovarijanse razlika (engl. contrast) za efekat vremena (unutar subjekta), dobijenih „Profile”-transformacijom. Ova analiza je uradjena na pet varijabli razlika (šest sukcesivnih dvonedeljnih intervala merenja) i rezultati su prikazani u Tabeli 28. Zbog istovremenog izvođenja više testova u ovoj analizi primenjena je sekvencijalna Bonferronijeva korekcija P vrednosti (Rice 1989).

Za osobinu broj listova faktor srednja vrednost u analizi varijanse je statistički značajna za svih pet varijabli razlika ($P = 0.0008$ i $P < 0.0001$), što znači da se nagib njihovih ontogenetskih putanja značajno razlikuje od nule tokom čitavog perioda merenja - dolazi do ukupnog značajnog povećanja broja listova. Efekat tretmana je za osobinu broj listova bio statistički značajan izmedju prvog i drugog dvonedelnog intervala merenja ($P < 0.0001$), što ukazuje da statistički značajna promena u obliku ontogeneske putanje za broj listova potiče prevashodno od razlika u ovom intervalu vremena. Pošto je efekat populacije statistički značajan samo za četvrtu varijablu razlika za broj listova ($P = 0.0083$), efekat interakcije vreme x populacija za broj listova je na granici značajnosti ($P = 0.0627$ i $P = 0.0471$ u Tabeli 30 i $P = 0.0441$ u Tabeli 31). Efekat familije je statistički značajan za tri varijable razlika (Tabela 28), odnosno razlike u obliku ontogenetskih normi reakcija familija prisutne su skoro tokom celokupnog perioda merenja. Zanimljivo je da iako su za osobinu broj listova statistički značajne obe interakcije višeg reda: vreme x tretman x populacija i vreme x tretman x familija(P) (Tabele 30 i 31), nakon Bonferronijeve korekcije značajnosti verovatnoća značajan efekat se uočava za samo jednu varijablu razlika: interakciju vreme x tretman x populacija (Tabela 32).

„Profile” - analiza za visinu biljke pokazuje statistički značajne razlike za faktor srednja vrednost kod svih pet varijabli razlika iz čega se može zaključiti da se biljke kontinuirano izdužuju tokom praćenog intervala vremena (Tabela 32). Statistički značajan efekat tretmana za svih pet varijabli razlika (Tabela 32) ukazuje da se oblik ontogenetskih putanja biljaka gajenih na različitim svetlosnim tretmanima značajno razlikuje u svim dvonedelnim intervalima. Ova analiza nije pokazala postojanje značajnog efekta populacije ni za jednu od pet varijabli razlika (Tabela 32). Značajan efekat familije uočen je za svih pet varijabli razlika, što ukazuje na genetičku varijabilnost u obliku ontogenetskih putanja tokom čitavog vremena rasta. Odsustvo značajne interakcije vreme x tretman x populacija u našem uzorku pokazuje da su populacije slične

u pogledu genetičke varijabilnosti plastičnosti ontogenetskih putanja (Tabela 32). Značajan efekat interakcije vreme x tretman x familija(P), odnosno značajna genetička varijabilnost plastičnosti ontogenetskih putanja, uočen je u prvom i trećem intervalu vremena (Tabela 32).

Širina lista se značajno povećavala izmedju svaka dva uzastopna merenja (statistički značajan faktor srednja vrednost; Tabela 32). Značajan efekat tretmana u „Profile” - analizi utvrđen je za treću i četvrtu varijablu razlika. Ovi rezultati ukazuju da se stopa (tempo) povećanja širine listova kod biljaka gajenih u tri različita tretmana značajno razlikuju izmedju trećeg, četvrtog i petog merenja, što se može uočiti i na Slici 16. U ovom periodu su najveće razlike izmedju tretmana u nagibu ontogenetskih krivih, posebno kod populacije Dina. Značajan efekat populacije u „Profile” - analizi nalazimo samo za četvrtu varijablu razlika što ukazuje na postojanje značajnih razlika u stopi promene – povećanja širine lista izmedju dve analizirane populacije (Tabele 30 i 31). Jedino za ovu osobinu je efekat familije(P) značajan samo za jednu varijablu razlika (razlika izmedju četvrtog i petog merenja) ukazujući da su samo u ovom periodu značajne genetičke razlike u obliku ontogenetick putanja za širinu lista izmedju familija. Interakcije višeg reda nisu statistički značajne ni za jednu varijablu razlika za širinu lista (Tabela 32).

Površina lista se značajno povećava izmedju svaka dva uzastopna merenja (Tabela 32). „Profile” - analiza je pokazala da postoji značajan efekat tretmana za četiri od pet varijabli razlika. Jedino za treću kontrastnu varijablu (period izmedju šeste i osme nedelje) ovaj efekat nije značajan, a to je i jedini period u kome ne dolazi do ukrštanja ontogenetskih normi reakcija (Slika 17). Efekta populacije u ovoj analizi nije bio značajan ni za jednu od pet kontrastnih varijabli (Tabela 32) i potvrđuje rezultate iz Tabela 30 i 31 koji ukazuju na nepostojanje značajnih razlika u obliku ontogenetskih putanja za površinu lista biljaka poreklom populacije Dina i Šuma. Značajne genetičke razlike u obrascu povećanja površine lista nisu ustanovljene jedino za prvu kontrastnu varijablu.

Dvostruka interakcija vreme x tretman x populacija pokazuje značajan efekat jedne kontrastne varijable (period između trećeg i četvrtog merenja).

Analiza kovarijanse za promenu trenda ontogeneskih putanja (analiza trenda), dobijenih polinomskom transformacijom za četiri osobine klijanaca poreklom iz dve populacije, gajenih pod tri različita intenziteta svetlosti prikazana je u Tabeli 33. U tabeli su prikazani rezultati samo za kontrastne varijable prva tri reda jer polinomi višeg reda uglavnom nisu relevantni za većinu ekoloških podataka i nepotrebno povećavaju verovatnoću greške Tipa 1 (von Ende 1993). Zbog istovremenog izvodjenja više testova u ovoj analizi primenjena je sekvencijalna Bonferronijeva korekcija P vrednosti (Rice 1989).

Ova analiza je pokazala da postoji tendencija linearnog povećanja broja listova u celokupnom uzorku u funkciji vremena, ali i da se uočavaju razlike u linearnom povećanju broja listova između različitih svetlosnih tretmana, kao i između različitih familija *I. pumila*. Takođe, ustanovljene su linearne razlike u genetičkoj varijabilnosti plastičnosti ontogeneskih putanja između populacija i familija. Osim linearnog, postoji i značajan kvadratni trend za efekat populacija i familija(P), što ukazuje da se oblik ontogenetskih normi reakcija razlikuje između biljaka poreklom iz različitih populacija, kao i različitih familija (Tabela 33). Ovaj trend je uočljiv i na Slici 14. Značajan kubni trend utvrđen je samo za efekat familije što ukazuje na još jedno zakrivljenje, promenu nagiba ontogeneskih normi reakcije između različitih genotipova (Tabela 33 i Slika 14).

Analiza trenda pokazala je da visina biljke ima složen obrazac promene tokom vremena (značajan linearan, kvadratni i kubni efekat; Tabela 33). Na Slici 15 se može uočiti nekoliko „pregiba” (promena stope rasta) na normama reakcije. Značajan trend prvog, drugog i trećeg reda prisutan je i za efekte tretmana i familije, što ukazuje da je obrazac promene visine biljaka različit u različitim tretmanima i kod različitih familija. Pored genetičke varijabilnosti stope rasta postoji i genetička varijabilnost plastičnosti

stope između familija koja se ispoljava kao različita promena nagiba ontogenetskih normi reakcije (značajan kubni efekat interakcije vreme x tretman x familija(P)).

Analiza trenda pokazala je da postoji linearan i kvadratni trend u promeni širine lista, odnosno da se širina lista kontinuirano povećava tokom šest dvonedeljnih perioda, ali da postoji i prosečna promena u stopi promene ove osobine a protokom vremena (pregib na krivoj rasta). Linearan efekat rasta širine lista nije isti za različite tretmane, populacije i familije. Tokom praćenog perioda uočeno je i značajno zakrivljenje ontogenetskih normi reakcije širine lista (Slika 16), pri čemu se stepen i pravac zakrivljenja razlikuju između familija (značajan trend drugog reda za faktor familija(P)). Za efekat tretmana dobijen je značajan efekat trećeg reda, što ukazuje na postojanje još jednog značajnog zakrivljenja ontogenetskih putanja koje se razlikuje kod biljaka gajenih na tri različita intenziteta svetlosti (Tabela 33 i Slika 16).

Prosečan porast površine najvećeg lista praćen tokom šest dvonedeljnih intervala pokazuje statistički značajan linearan, kvadratni i kubni trend (Tabela 33). Efekat familije i interakcije tretman x familija(P) na promenu površine lista takodje pokazuju značajan linearan trend što znači da se razlikuju nagibi normi reakcija različitih familija, a takodje da su efekti tri svetlosna tretmana različiti kod različitih familija. Efekat tretmana pokazuje značajan kvadratni ali ne i linearan trend u promeni površine lista. Ovi rezultati ukazuju da se linearna povećanja površine lista, tj. prosečni nagibi ontogenetskih putanja, biljaka gajenih na tri različita intenziteta svetlosti ne razlikuju značajno, ali tokom ovog perioda postoje zakrivljenja ontogenetskih putanja i promene tempa rasta koja se značajno razlikuju između tretmana. Efekat Familija (P) takodje pokazuje značajan kvadratičan i kubični trend porasta površine najvećeg lista što znači da postoji više zakrivljenja ontogenetkih putanja koja nisu ista kod različitih genotipova (Tabela 33).

U cilju sumiranja rezultata analize ontogenetske plastičnosti kod *I. pumila* uradjena je četvorostruka MANCOVA ponovljenih merenja u koju su bile istovremeno

uključene sve četiri osobine (Tabela 34). Iz ove analize možemo zaključiti da su na varijabilnost juvenilnog fenotipa biljaka tokom šest sukcesivnih dvonedeljnih intervala značajno uticali svi izvori variranja (glavni efekti i njihove interakcije), osim interakcije višeg reda: vreme x tretman x populacija nije bila značajna ($P = 0.2065$). Wilks' Lambda statistika koja kvantifikuje udeo varijanse koji nije objašnjen linearnom kombinacijom četiri zavisne varijable pokazuje da je najsnažnija asocijacija između zavisnih varijabli i genotipa (0.15), vremena (0.16) i interakcije vreme x tretman x familija(P) (0.04). Najslabija asocijacija zavisnih varijabli je sa efektima populacije i njenih interakcija (0.93, 0.83 i 0.86). Da bismo odredili u kom vremenskom intervalu i kod koje od četiri varijable se dešavaju promene rasta koje dovode do ukupno značajnih unutar-subjekt efekata uradjena je detaljna četvorofaktorska MANCOVA (Tabela 35). Ova analiza dala je rezultate slične „Profile” - analizi radjenoj na pojedinačnim varijablama. Značajnom efektu vremena (rast biljaka) doprinose podjednako promene svih varijabli u svim intervalima merenja ($P = 0.0001$). Razlike u rastu nastale zbog uticaja različitih svetlosnih intenziteta tj. plastičnosti ontogenetskih putanja u odnosu na intenzitet svetlosti (interakcija vreme x tretman) najviše se uočavaju kod visine biljke – značajne razlike u svih pet intervala vremena, a nešto manje kod površine najvećeg lista (značajne razlike u tri od pet intervala vremena). Četvorofaktorska MANCOVA pokazuje da postoje značajne genetičke razlike u rastu na nivou populacija, iako je asocijacija efekta populacije i praćenih varijabli relativno slaba (Tabela 35). Ovoj slaboj asocijaciji doprinose uglavnom razlike u kasnijim intervalima merenja i to kod osobina: broj listova (četvrta kontrastna varijabla: $P = 0.0083$), visina biljke (četvrta i peta kontrastna varijabla: $P = 0.0187$ i $P = 0.0241$) i širina najvećeg lista (prva i četvrta kontrastna varijabla: $P = 0.0152$ i $P = 0.0008$). Broj kontrastnih varijabli sa značajnim efektima je najmanji za interakciju vreme x tretman x familija(P) ($P = 0.0181$): peta kontrastna varijabla za broj

listova ($P = 0.0241$), prva i treća kontrastna varijabla za visinu biljke ($P = 0.0187$ i $P = 0.0021$) i druga kontrastna varijabla za površinu lista ($P = 0.0085$).

Veličina fenotipske plastičnosti (merena preko indeksa plastičnosti) tokom ontogenije pokazuje komplikovan obrazac promene za 4 osobine koje su ušle u analizu ponovljenih merenja (Slika 18). Za broj listova i visinu biljke možemo reći da se plastičnost smanjuje tokom perioda razvića koji je praćen. Populacija Šuma ima veću plastičnost od Dine kada je u pitanju broj listova. Kod visine biljke plastičnost je veća u delu svetlosnog gradijenta između visokog i srednjeg intenziteta svetlosti.

Da bismo proučili moguće promene korelacija koje su razvojno i/ili sredinski indukovane izračunate su fenotipske i genetičke korelacije između broja listova i površine najvećeg lista za svaku populaciju i tretman tokom razvića (6 dvonedeljnih intervala; Slika 19). Ove korelacije se mogu koristiti kao mera alometrijskog odnosa ove dve osobine (Pigliucci i Schlichting 1995). U odnosu na fenotipske korelacije, obe populacije pokazuju sličan obrazac – većina korelacija je statistički značajna od početka ontogenije. U populaciji Dina najveći koeficijenti korelacija ustanovljeni su na niskom intenzitetu svetlosti, dok populacija Šuma ne pokazuje takav trend. Genetičke korelacije znatno više variraju tokom ontogenije u obe populacije. Većina genetičkih korelacija nije statistički značajna osim korelacija na niskom intenzitetu svetlosti kod populacije Dina (Slika 19).

3.3.1. Ontogenetska varijabilnost materinskog efekta

Da bismo utvrdili da li postoji ontogenetska varijabilnost ispoljavanja materinskog efekta u ranim fazama razvića biljaka *I. pumila*, uradjena je analiza varijanse ponovljenih merenja za biljke poreklom iz populacije Dina u kojoj su klasifikacioni faktori bili tretman, blok, familija i materinska grupa ugnježdjena u familiju (Recipročno(F)) (Tabela 36). Budući da test sferičnosti pokazuje da nisu postignute osnovne statističke

pretpostavke univarijantne analize ponovljenih merenja ($P < 0.001$) i da nije bilo razlika u rezultatima univarijantne i multivarijantne analize, u objašnjenju efekata koristiće se samo korigovane P-vrednosti („G-G” i „H-F”) univarijantne analize. Pošto je u ovom slučaju analiza uradjena sa ciljem da se utvrdi da li postoji variranje materinskih efekata tokom procesa razvića klijanaca *I. pumila* detaljno će biti opisani samo efekti materinske grupe u okviru familije (Recipročno(F)) i interakcije materinske grupe i tretmana.

Za osobine broj listova i širina najvećeg lista u analizi između subjekata nije utvrđen značajan efekat materinske grupe (srednje vrednosti materinskih grupa celog uzorka ne razlikuju se značajno), niti značajna interakcija vreme x recipročno(F) - ne postoji diferencijalni doprinos materinskih grupa ukupnom rastu. Takođe, nije bilo značajne varijabilnosti doprinosa materinskih grupa plastičnosti rasta (vreme x tretman x recipročno(F)) za ove osobine. Budući da nije bilo značajnih materinskih efekata za broj listova i širinu najvećeg lista, rezultati analize za broj listova i širinu najvećeg lista neće biti prikazani i dalje analizirani.

Analiza varijanse ponovljenih merenja pokazala je da postoji značajan efekat familije i materinskih vanjedarnih doprinosa ukupnom variranju visine biljke (Tabela 36), odnosno da se familije i materinske grupe značajno razlikuju u nivou ontogenetskih putanja visine biljke. Statistički značajan efekat vreme x recipročno(F) za ovu osobinu znači da postoji zavisnost njene ontogenetske putanje od materinske grupe. „Profile” - analiza je (Tabela 37) pokazala da se značajan efekat materinske grupe na promenu visine biljke ispoljava na početku praćenog perioda razvića (između prvog i drugog merenja) ($P = 0.0026$). Za visinu biljke je dobijen i značajan efekat interakcije vreme x tretman x recipročno(F), tj. značajna zavisnost plastičnosti ontogenetskih normi reakcije od materinske grupe. „Profile” - analiza je pokazala da efekat vreme x tretman x recipročno(F) nije statistički signifikantan ni za jednu kontrastnu varijablu, tj. razlike između uzastopnih merenja nisu dovoljno velike da bi bile statistički značajne, ali zbirno

dovode do značajnog efekta ove interakcije (Tabela 37). Analiza trenda za visinu biljke je pokazala da postoji značajan linearni, kvadratni i kubni trend za efekat familije, ali samo kubni trend za efekat materinske grupe, drugim rečima postoje razlike u obliku ontogenetskih normi reakcija izazvane diferencijalnim efektima materinskih grupa unutar familije. Znači da na značajnost promene stope ranih stupnjeva razvića utiču kako jedarni genetički materijal (genotip), tako i vanjedarni materinski efekti.

U eksperimentu je dobijen značajan efekat familije na nivo i oblik ontogeneske putanje površine lista. Takodje za fenotipsko variranje površine lista ustanovljen je značajan efekat materinske familije i materinske grupe unutar familije tokom 6 dvonedeljnih intervala (Tabela 36) - srednje vrednosti ove osobine značajno se razlikuju izmedju familija i izmedju materinskih grupa unutar familija. Analiza izvora variranja „unutar-subjekta” pokazala je da postoje statistički značajne razlike izmedju familija u obliku ontogenetskih putanja površine lista. Značajnost efekta familije potiče iz značajnih razlika većine uzastopnih merenja (Tabela 37). Iako nije dobijen značajan efekat materinske grupe na nivo ontogenetske putanje površine lista, „Profile” - analiza je pokazala da razlici površine lista izmedju drugog i treće intervala merenja ipak značajno doprinosi i materinska grupa (Tabela 37). Analiza trenda ontogenetskih putanja površine lista je pokazala da nema značajnih promena stope rasta koji su indukovani vanjedarnim materinskim doprinosima.

Za razliku od osobina merenih do 18. dana starosti klijanaca kod kojih je broj značajnih genetičkih korelacija najmanji na niskom intenzitetu svetlosti, materinske korelacije broja listova i površine najvećeg lista su značajne tokom ontogenije uglavnom na niskom intenzitetu svetlosti (Slika 20). Značajno se razlikuju promene materinskih korelacija tokom ontogenije u tri različita svetlosna tretmana. Interesantno je da, iako se vrednosti materinskih korelacija u svakoj fazi razvića značajno razlikuju izmedju

tretmana, na kraju 12-nedeljnog perioda u sva tri tretmana vrednosti matrsinske korelacije ove dve osobine su gotovo identične i (H - 0.02, M - 0.03, L - 0.01).

4. DISKUSIJA

4.1. Plastični odgovori, varijabilnost izmedju i unutar populacija i norme reakcije

Razvojna plastičnost u odgovoru na variranje svetlosne sredine predstavlja značajan aspekt evolucije biljaka, kao fotoautotrofnih organizama pričvršćenih za podlogu. Rezultati ovog rada potvrdili su značajan uticaj intenziteta svetlosti na razviće većine komponenti fenotipa biljaka *Iris pumila* (fenološke, morfološke, anatomske i fiziološke karakteristike). Efekat kvantiteta svetlosti može se uočiti u najranijim fazama juvenilnog razvića. Klijanje semena bilo je ubrzano u uslovima smanjenog intenziteta svetlosti u obe populacije, dok su se listovi brže formirali (phyllochron 1 i phyllochron 2) pod režimom visokog svetlosnog intenziteta. Slični rezultati opisani su i u drugim radovima na vrsti *I. pumila* (Tucić i Avramov 1996; Pemac i Tucić 1998), kao i u eksperimentima sa drugim vrstama biljaka (Rawson 1993, Birch i sar. 1998, Cookson i Granier 2006). Međutim, u analizama plastičnih odgovora fenoloških osobina biljaka nekih drugih vrsta, nisu uočeni efekti svetlosnog intenziteta na brzinu pojave prvih listova (Slafer 1995; Clerget i sar. 2008). Birch i sar (1998) su zaključili da: „intenzitet svetlosti utiče na phyllochron preko dostupnosti fotosintata za rast biljaka i produkciju novih listova koji postaju mesto ugradnje fotosintata”. Kod *I. pumila*, osamnaest dana nakon klijanja semena nastavljen je trend bržeg formiranja listova na visokom intenzitetu svetlosti što je potvrđeno i drugim radovima na istoj vrsti (Tucić i Avramov 1996; Pemac i Tucić 1998). Ipak, posle 6 meseci, biljke koje su rasle u uslovima niskog intenziteta svetlosti imale su najveći broj zelenih listova (Tabela 1). Objašnjenje ovog, naizgled paradoksalnog, rezultata jeste duži život listova na niskom intenzitetu svetlosti (Lusk 2004; Cookson i Granier 2006). Prema nekim autorima, 'isplativost' razvića lista jedne biljke podrazumeva da svaki list mora prikupiti količinu ugljenika dovoljnu bar za

formiranje jednog novog lista, a pošto listovi 'senke' imaju nižu stopu fotosinteze neophodno je da ovi biljni organi pod niskim intenzitetom svetlosti traju duže kako bi postigli takav kriterijum (Salisbury i Ross 1992; Hikosaka 2005). Rezultati Vincenta (2006) govore u prilog ovoj hipotezi budući da je potvrđeno da sporiji fotosintetički metabolizam na niskom intenzitetu svetlosti usporava starenje listova i time povećava dužinu života listova.

Iako su rezerve akumulirane u semenu (USM) podjednako iskorišćavane u čitavom svetlosnom gradijentu, ustanovljeno je da klijanci iz tretmana najvećeg intenziteta svetlosti (H-tretman) imaju najveću masu, a najmanju klijanci koji su do 18-og dana rasli u uslovima niskog svetlosnog kvantiteta (L-tretman). S obzirom da biljke i pored promena svih aspekata fenotipa nisu u mogućnosti da spreče opadanje mase sa smanjenjem intenziteta svetlosti ovi podaci mogli bi da ukazuju da su optimalni svetlosni intenziteti za obe populacije veći od onih koje smo primenili u eksperimentu. Interesantno je da, iako efekat populacije na ukupno variranje mase klijanaca nije bio statistički značajan (faktorska analiza kovarijanse), u nižem delu svetlosnog gradijenta mogu se uočiti izvesne medju-populacione razlike. Dok se klijanci poreklom iz populacije Šuma koji su rasli na srednjem i niskom intenzitetu svetlosti nisu razlikovali u prosečnoj masi, u populaciji Dina uočene su značajne razlike izmedju mase klijanaca u sva tri svetlosna tretmana (Scheffe-ov test). Treba dodati da klijanci iz populacije Šuma koji su rasli u dva tretmana nižeg svetlosnog intenziteta (M i L tretmani) imaju veću prosečnu masu od biljaka iz populacije Dina na istim delovima svetlosnog gradijenta. Na osnovu ovih rezultata može se zaključiti da biljke poreklom iz populacije Šuma pokazuju nešto veći stepen tolerancije na senku i uspevaju da produkuju gotovo istu količini biomase i u srednjem i u niskom intenzitetu svetlosti za razliku od biljaka iz populacije Dina.

Količina svetlosne energije predstavlja ograničavajući faktor za stopu fotosinteze i rast biljaka. Stoga, očekivani adaptivni odgovori biljaka na smanjenje intenziteta svetlosti u lokalnom staništu podrazumevaju povećanu alokaciju biomase u listove kao organe koji 'hvataju' svetlosnu energiju (Evans 1972) i odgovarajuće anatomske i fiziološke promene listova koje povećavaju efikasnost u apsorpciji svetlosne energije (Björkman 1980). Povećanje površine fotosintetičkog tkiva pri smanjenju intenziteta svetlosti potvrđeno je kod brojnih biljnih vrsta (Fitter i Hay 1981). Rezultati ovog rada na *I. pumila* takodje podržavaju navedene pretpostavke. Odnos dužine nadzemnog i podzemnog dela biljke (SR18) povećava se sa smanjenjem intenziteta svetlosti (0.57, 0.57 i 0.72 za populaciju Dina i 0.54, 0.64 i 0.69 za populaciju Šuma u H-, M- i L-tretmanu), ukazujući na razvojnu modifikaciju koja potencijalno može uvećati količinu apsorbovane svetlosti. Plastični odgovori biljaka *I. pumila* na smanjenje kvantiteta svetlosti podrazumevali su ne samo manju dužinu najvećeg korena (RL18), već i smanjenje broja korenova (RN18). Freixes i sar. (2002) zaključuju da je manji rast korena u uslovima smanjenog intenziteta svetlosti kod vrste *Arabidopsis thaliana* delimično rezultat ograničene količine fotosintata, pre svega šećera koji dolaze iz listova u koren. U ovom radu uočen je interesantan rezultat da su veličine plastičnosti osobina nadzemnog dela (visina biljke i broj listova) veće od plastičnosti karakteristika podzemnog dela biljaka (dužina korena i broj korenova) kod populacije Šuma, dok je kod populacije Dina ovaj trend prisutan samo u poredjenju broja listova i korenova. Budući da je za optimalan rast biljaka veoma važna morfološka i/ili fiziološka plastičnost nadzemnih i podzemnih delova biljaka, kao i plastičnost njihovog odnosa (Bradshaw 1965, Sultan 1987), očekivano je da u uslovima smanjenog intenziteta svetlosti nadzemni organi ispoljavaju veću plastičnost. Dobijeni rezultati u saglasnosti su sa modelom 'optimalnog rasta' koji su dali Aikio i Markkola (2002). Razlike u plastičnosti nadzemnih i podzemnih osobina između dve populacije *I. pumila* ukazuju na različite selektivne pritiske, tj. adaptacije na različite svetlosne uslove njihovih nativnih staništa.

Može se pretpostaviti da je veća prostorna i vremenska heterogenost svetlosnog režima u staništu populacije Šuma u odnosu na populaciju Dina uzrokovala medjupopulacionu genetičku diferencijaciju plastičnosti ovih osobina.

Suprotno očekivanju, odnos broja listova i broja korenova (LNRN18) se smanjuje sa smanjenjem intenziteta svetlosti u ovoj ranoj fazi razvića. Ovo je rezultat toga da veća dužina života listova na nižem intenzitetu svetlosti još uvek ne kompenzuje bržu pojavu listova na visokom intenzitetu svetlosti pa dolazi do smanjenja broja listova sa smanjenjem svetlosti. Ovaj rezultat uz nešto manju plastičnost broja korenova u odnosu na broj listova dovodi do smanjenja vrednosti LNRN18 sa smanjenjem intenziteta svetlosti.

Nakon 18-og dana, povećavaju se razlike između biljaka koje su rasle pod različitim svetlosnim intenzitetima. U tretmanu niskog intenziteta svetlosti listovi su izduženiji i uži od listova biljaka sa H-tretmana. Tokom dvonedeljnih intervala ponovljenih merenja nakon 18 dana rasta (2 do 12 nedelja posle 18-og dana), površina listova biljaka sa niskog svetlosnog intenziteta manja je od površine listova sa visokog i srednjeg intenziteta svetlosti. Merenja na biljkama starim 6 meseci pokazuju drugačije odnose u ovim tretmanima. Biljke iz L-tretmana imaju veći broj zelenih, izduženijih listova, zahvaljujući dužem 'životu' listova u takvim svetlosnim uslovima. Najveća totalna lisna površina (TLA) procenjena je kod biljaka koje su rasle pod najnižim intenzitetom svetlosti, a najmanja u H-tretmanu, uprkos suprotnim odnosima u širini listova. Avramov i sar. (2007) su pokazali da se ovo povećanje ukupne lisne površine može smatrati adaptivnom plastičnošću. Sličan odgovor biljaka *I. pumila* uočen je u prirodnim staništima - biljke koje su rasle u šumi, u uslovima smanjene količine svetlosti, razvijale su veće listove u odnosu na jedinke iz otvorenog staništa (Tucić i sar. 1998). Povećanje fotosintetički aktivne lisne površine nadoknadjuje neizbežnu redukciju stope fotosinteze uzrokovane niskim intenzitetom svetlosti, budući da stopa fotosinteze po jedinici površine

direktno zavisi od količine svetlosne energije (Wild i Wolf 1980; Sultan 1995; Sultan i Bazzaz 1993; Nicotra i sar. 1997; Tucić i sar. 1998; Poorter i sar. 2006).

Za mnoge biljne vrste jedna od ključnih karakteristika koja određuje razlike u stopama rasta, pa samim tim i verovatnoće preživljavanja u različitim svetlosnim tretmanima jeste specifična lisna površina (SLA) (Villar i Merino 2001; Baltzer i Thomas 2005; Poorter i sar. 2006). U ovom radu, u sva tri svetlosna tretmana, može se uočiti konzistentno povećanje SLA sa smanjenjem intenziteta svetlosti i znatno zbijenije norme reakcije genotipova *Iris pumila*, u odnosu na ostale morfološke osobine (Slika 7). Ovako uniformni fenotipski odgovori različitih genotipova na sredinski stres može se često uočiti kod osobina koje direktno doprinose funkcionalnoj prilagodjenosti na ograničene sredinske uslove (Sultan 1987; Sultan i Bazzaz 1993). Pošto fenotipska plastičnost i genetička kanalisnost razvića nisu uzajamno isključivi fenomeni, i pošto sposobnost genotipa da bude plastičan podrazumeva i mogućnost da različiti genotipovi ispolje isti funkcionalno odgovarajući fenotip u svakoj sredini, simultana selekcija i za plastičnost i za genetičku kanalisnost može rezultirati kanalisanim normama reakcije (Stearns i Kawecki 1994). Po definiciji, SLA je obrnuto proporcionalna debljini lista (LTh) i koncentraciji suve lisne mase (Witkowski i Lamont 1991; Shipley i sar. 2005). Iz toga proizilazi da modifikacije anatomije, zajedno sa specifičnim biohemijskim promenama, doprinose odgovarajućim promenama SLA unutar svetlosnih tretmana (Meziane i Shipley 2001; Shipley i sar. 2005). Povećanje lisne površine (TLA) predstavlja jedan od načina za povećanje SLA. Prema podacima Avramova i Tucić (neobjavljeni podaci), broj epidermalnih ćelija po jedinici lisne površine se smanjivao sa smanjenjem intenziteta svetlosti kod biljaka *I. pumila*. Na osnovu toga se može zaključiti da je promena SLA uzročno povezana sa promenom veličine ćelija. Variranje veličine ćelija epidermisa može biti rezultat ili veće rastegljivosti ćelijskih zidova ili nekih drugih biohemijskih procesa (Shipley 2000; Shipley i sar. 2005). Pošto je u ovom eksperimentu fenotipska plastičnost

SLA bila 2 do 3 puta veća od plastičnosti debljine lista (Tabela 22), jasno je da i gustina tkiva (nije direktno merena u ovom radu) ima značajan uticaj na variranje SLA.

Slično kao i kod drugih vrsta, gustina stoma kod *I. pumila* se smanjuje sa smanjenjem intenziteta svetlosti (Pazourek 1970; Wild i Wolf 1980; Lee i sar. 1996; Cao i Booth 2001; Baltzer i Thomas 2005; Hovenden i Vander Schoor 2006). Mehanizmi koji kontrolišu razviće stoma postali su jasni tek u poslednjih nekoliko godina (Lake 2001; Brownlee 2001), iako je već dugo poznato da stome predstavljaju najvažniji sistem koji kontroliše ulazak CO₂ i izlazak vode, tj. kontroliše fotosintezu i respiraciju, i kao takav je od presudne važnosti za preživljavanje kopnenih biljaka (Gay i Hurd 1975; Nadeau i Sack 2002). Lu i sar. (1998) su pokazali da stome značajno utiču na prinos kod vrste *Gossypium barbadense* preko snižavanja temperature listova u uslovima povišene toplote koja u prirodi obično prati povećanje intenziteta svetlosti. Gustina stoma, slično kao i SLA, ima zbijenije (konvergentne) norme reakcije u sva tri svetlosna tretmana u odnosu na ostale anatomske osobine (Slika 7.), što je čest nalaz za osobine koje su tesno povezane sa adaptivnom vrednošću (Sultan i Bazzaz 1993; Stearns i Kawecki 1994). Avramov i sar. (2007) su pokazali da se variranje gustine stoma *I. pumila* u svetlosnom gradijentu može smatrati adaptivnom plastičnošću.

Debljina lista, kao i količina sklerenhima i broj provodnih snopića, mogu se značajno razlikovati između listova 'sunca' i listova 'senke' (Lei i sar. 1996). Pošto je debljina lista pozitivno korelisana sa kapacitetom fotosinteze, plastičnost ove osobine može značajno doprinositi kompetitivnoj sposobnosti biljaka (Bjorkman 1980; Lee i sar. 2000; Oguchi i sar. 2003). Smanjenje debljine lista na biljkama *I. pumila* gajenim na srednjem i niskom intenzitetu svetlosti ukazuje na manju biomasu pojedinačnih listova što smanjuje cenu formiranja listova (izraena preko količine utrošenog ugljenika i/ili azota) i, uz veći broj listova, potencijalno povećava verovatnoću preživljavanja biljaka na smanjenom intenzitetu svetlosti. Opadanje debljine lista sa smanjenjem svetlosti u našem

eksperimentu takodje značajno doprinosi povećanju SLA (negativne genetičke korelacije ovih osobina su bile značajne pre Bonferronijeve korekcije). Povećan broj provodnih snopića (WBN) i povećana količina sklerenhima (STh) na njima značajno utiče na povećanje gustine tkiva tj. na smanjenje SLA listova *I. pumila* koji su rasli na visokom intenzitetu svetlosti. Najčešći polisaharid u ćelijskim zidovima sklerenhimskih elemenata je, posle celuloze, lignin koji je bogatiji ugljenikom od ostalih polisaharida ćelijskog zida (Niinemets 1999) i spada u jedinjenja čija je proizvodnja u biljnoj ćeliji 'skupa' (Poorter i Villar 1997). Poorter i sar. (2006) ustanovili su povećanje količine lignina u listovima više vrsta biljaka koje su rasle pod visokim intenzitetom svetlosti. Niinemets i Kull (1998) su kod pet listopadnih vrsta biljaka potvrdili da sa povećanjem intenziteta svetlosti raste količina lignina, što značajno poboljšava mehanička svojstva listova i njihovu sposobnost da tolerišu vodni stres za koji se predpostavlja da bi mogao da bude češći na visokom intenzitetu svetlosti. Rezultati dobijeni na *I. pumila* u saglasnosti su i sa rezultatima Lee i sar. (2000) koji su u svom radu uočili zavisnost izmedju procenta lignifikovanog tkiva i intenziteta fotosintetički aktivne radijacije na dve vrste roda *Hopea*. Lee i saradnici navode da povećana lignifikacija (povećanje udela sklerenhima i provodnog tkiva) značajno doprinosi mehaničkoj čvrstoći listova i može imati uticaj na odbijanje herbivora, kao i na povećanje tolerancije na sušu. Ako uzmemo u obzir da promena intenziteta svetlosti menja i neke mikrosredinske uslove koji takodje utiču na anatomiju listova (Cookson i Granier 2006), može se zaključiti da promena lignifikacije predstavlja adaptivni odgovor na promenjene svetlosne uslove.

Kutikula je još jedna skleromorfna anatomska struktura listova *I. pumila* koja se značajno menjala sa promenom intenziteta svetlosti. Osnovne biološke uloge kutikule podrazumevaju smanjenje gubitka vode (Baltzer i Thomas 2005) i zaštitu mezofila od prejakog intenziteta svetlosti (Jordan i sar. 2005) putem povećanja refleksije svetlosti sa površine lista (Grant i sar. 1993). Stoga je očekivano da povećanje debljine kutikule u

uslovima visokog intenziteta svetlosti predstavlja adaptivni plastični odgovor. Kod *I. pumila*, veća debljine kutikule listova biljaka pod visokim svetlosnim intenzitetom u eksperimentalnim uslovima sa dovoljnom količinom vlage, mogla bi ukazivati na fenotipski odgovor za potencijalnu fotoprotekciju.

Uporedo sa morfološkim promenama, adaptacija na nizak intenzitet svetlosti često podrazumeva i fiziološke, tj. biohemijske promene u listu. Modifikacija procesa fotosinteze, kao izvora energije i ugljenika za biljku, u zavisnosti od intenziteta svetlosti, predstavlja kompleksan proces koji uključuje brojna funkcionalna svojstva lista. Promene koncentracije ukupnog hlorofila i odnosa hlorofila a i b sa variranjem kvantiteta svetlosti potvrđene su u mnogim radovima (Murchie i Horton 1997; Lee i sar. 2000; Oguchi i sar. 2003 i Baltzer i Thomas 2005), dok u nekim studijama ove promene nisu konstatovane (Niinemets 1997 i Hanba i sar. 2002). Povećanje sadržaja hlorofila pri smanjenom intenzitetu svetlosti smatra se neophodnim za povećanje prinosa fotosinteze, budući da je apsorpcija svetlosne energije direktno zavisna od koncentracije hlorofila po jedinici površine lista, a da debljina lista opada sa smanjenjem intenziteta svetlosti (Niinemets i sar. 1998). U ovom radu, svetlosni gradijent nije uticao na promenu koncentracije hlorofila izraženu po jedinici lisne površine. Jedini izuzetak ustanovljen je kod biljaka *I. pumila* poreklom iz populacije Šuma, gde je utvrđena statistički značajna razlika između srednjeg i niskog intenziteta svetlosti. Međutim, ako se količina hlorofila posmatra u kontekstu povećane totalne lisne površine kod biljaka sa niskog intenziteta svetlosti, možemo smatrati da je ukupna količina hlorofila cele biljke veća kod biljaka koje su rasle u tretmanu srednjeg i niskog svetlosnog intenziteta. Ovakvi kombinovani multivarijantni odgovori biljaka mogli bi predstavljati način adaptiranja, odnosno u konkretnom slučaju, rezultirati povećanjem prinosa fotosinteze u čitavoj biljci u specifičnim sredinskim uslovima. Odnos hlorofila a i b nije se značajno menjao sa promenom svetlosnog režima. Odsustvo promene odnosa hlorofila a i b sa promenom intenziteta svetlosti primećeno je

u radu Murchie i sar. (2005). Prema nekim teorijskim predviđanjima, variranje odnosa hlorofila a i b očekuje se pre svega pri promenama kvaliteta svetlosti (odnos crvene i tamnocrvene svetlosti, 680 vs. 700 nm), a ne njenog kvantiteta (Bjorkman 1980, Lei i sar. 1996).

Klijanci *I. pumila* u celom svetlosnom gradijentu ispoljavaju značajne medjusobne razlike zavisno od porekla (populacija Šuma vs. Dina). Faktorka analiza varijanse za osobine do 18. dana pokazala je da biljke poreklom iz populacije Šuma imaju značajno veće seme, brže klijaju, brže formiraju prvi list i brže troše rezervne materije iz semena (Slika 4). Brojni radovi pokazali su takodje zavisnost ranih faza razvića od mase semena (Susko i Lovett-Doust 2000). Kod biljaka starih 6 meseci efekat populacije u faktorskoj analizi varijanse nije bio značajan ni za jednu osobinu. Značajne razlike u odgovoru dve populacije na promenu intenziteta svetlosti (značajan efekat interakcije tretmana i populacije) dobijene su za samo dve osobine: phyllochron 1 i dužinu korena. Na osnovu ovog istraživanja može se zaključiti da postoji genetička diferencijacija za srednju vrednost osobina izmedju populacija *I. pumila* kao i varijabilnost plastičnosti na nivou populacija i to isključivo u veoma ranim fazama razvića (do 18. dana).

Heritabilnosti u širem smislu pokazivale su relativno niske vrednosti i bile su specifične za osobinu i svetlosni tretman. Za fenološke i morfološke osobine do 18. dana starosti procenjene heritabilnosti imale su slične vrednosti u obe populacije i u svim delovima svetlosnog gradijenta. Kod starijih biljaka, nakon 6 meseci rasta, morfološke osobine, u proseku, imaju najveće, a fiziološke osobine najmanje vrednosti heritabilnosti u širem smislu. Izuzetak su fiziološke osobine na niskom intenzitetu svetlosti. Generalno, najveće heritabilnosti ustanovljene su u tretmanu niskog intenziteta svetlosti, a najmanje u srednjem intenzitetu. Nepostojanje trenda veličine ovog populacionog parametra (vrednosti na visokom intenzitetu imaju intermedijerne vrednosti) u ovim eksperimentalnim uslovima potvrđuje da bi za određivanje pravca i intenziteta

delovanja selekcije trebalo uzeti u obzir više tretmana tj, veći deo opsega prirodnog variranja sredinskog faktora (Pigliucci 2001; Charmantier i Garant 2005). Prosečne vrednosti heritabilnosti osobina do 18. dana i onih posle 6 meseci imaju slične vrednosti. S obzirom da su u procenu heritabilnosti u širem smislu uključeni aditivne i neaditivne komponente, kao i materinski efekti, to bi moglo da znači da pod delovanjem selekcije ove osobine imaju uglavnom ograničenu mogućnost promene. I drugi autori su u svojim eksperimentima utvrdili da je procentualno učešće (aditivne) genetičke varijanse u ukupnoj fenotipskoj varijansi osobina ranog razvića biljaka nisko (Antonovics i Schmitt 1986; Mazer 1987; Biere 1991). Nešto veći potencijal evolucionih promena (veće heritabilnosti) pokazuju osobine biljaka gajenih na niskom intenzitetu svetlosti. Sličan zaključak može se izvesti za populaciju Dina gde su ustanovljene prosečno veće vrednosti heritabilnosti osobina u odnosu na biljke poreklom iz populacije Šuma. Generalno, u populaciji Dina potencijal za promenu srednjih vrednosti osobina pod delovanjem prirodne selekcije nešto je veći u poredjenju sa drugom populacijom.

Veličina fenotipske plastičnosti *I. pumila*, procenjena preko indeksa plastičnosti, pokazuje najveće vrednosti za morfološke osobine merene na biljkama starim 6 meseci. Na variranje svetlosnih uslova posebno je bila osetljiva specifična lisna površina. Smatra se da je povećanje površine lista po jedinici biomase uložene u list (SLA) jedan od najčešćih oblika razvojne plastičnosti kod biljaka koje rastu pod smanjenim intenzitetom svetlosti (Fitter i Hay 1981; Poorter 1999; Sultan 2003; Baltzer i Thomas 2005). U uslovima slabog intenziteta svetlosti, kapacitet fotosinteze po jedinici lisne površine značajno je smanjen, a održavanje tempa rasta biljke moguće je održati povećanjem fotosintetički aktivne površine koja apsorbuje svetlost (Fitter i Hay 1981; Poorter i van der Werf 1998; Shipley 2000). Bez obzira na populaciono poreklo biljaka *I. pumila*, srednja vrednost veličine plastičnog odgovora na kvantitet svetlosti većine morfoloških (u svim vremenskim intervalima) i nekih anatomskih osobina, značajno opada sa

smanjenjem intenziteta svetlosti (Tabele 8 i 22). Može se pretpostaviti da su ekstremno niski svetlosni uslovi uzrokovali metabolička ograničenja za deobe i povećanje ćelija lista i na taj način uticali na veličinu lista. Takođe, moguće je da postoji biomehanički prag u formiranju ekstremno tankih listova sa velikim SLA kod biljaka *I. pumila* (Sultan i Bazzaz 1993; Evans i Poorter 2001). Nizak intenzitet svetlosti primenjen u ovom eksperimentu, bio je posebno ekstreman za biljke *I. pumila*, jer nije bilo povremenih sunčevih pega (proboja) kao u prirodnim zasenčenim staništima ove vrste, a koje mogu značajno povećati ukupnu sunčevu energiju u šumskim staništima (Chen i klinka 1997; Mc Donald 2003; Leakey i sar. 2004).

Uporedo sa promenama morfologije, adaptacije na smanjenje intenziteta svetlosti mogu podrazumevati i izmenjena fiziološka svojstva ćelija listova. U ovoj studiji, promena svetlosnih uslova nije dovela do značajne promene plastičnosti fizioloških osobina (Tabela 22.). Iako je ustanovljeno povećanje plastičnosti za fiziološke osobine sa smanjenjem intenziteta svetlosti (poredjenje plastičnosti između H-M - tretmana i M-L - tretmana), ove razlike nisu bile statistički značajne.

Rezultati ove studije jasno pokazuju da je promena morfologije lista kod klijanaca *I. pumila*, kojom se povećava površina fotosintetičkog tkiva po jedinici mase, važnija za prilagođavanje na nizak intenzitet svetlosti od biohemijskih promena.

Hipoteza adaptivne fenotipske plastičnosti predviđa veću plastičnost genotipova unutar populacija ili vrsta koje naseljavaju prostorno i vremenski heterogenije stanište (Roff 1992; Chazdon i Kaufmann 1993; Lortie i Aarssen 1996; Oguchi i sar. 2005). Na osnovu poredjenja plastičnih odgovora dve populacije *I. pumila* poreklom iz staništa sa različitim karakteristikama ambijentalne svetlosti, može se zaključiti da je prosečna veličina fenotipske plastičnosti genotipova iz populacije Šuma veća u odnosu na populaciju Dina. Ovo može da bude rezultat različitih selektivnih pritisaka kojima su bile izložene populacije u svojim prirodnim staništima. Prema Dongu (1995), u otvorenim

staništima, kakvo naseljava populacija Dina, svetlosni uslovi su znatno homogeniji u poredjenju sa prizemnim spratom u šumi pa se očekuje da ovakva sredina dovodi do favorizovanja genetičke diferencijacije u odnosu na plastičnost (Bell i Reboud 1997).

U šumi crnog i belog bora, koji su zasenčena staništa vrste *I. pumila*, sunčeve fleke i manje čistine unose vremensku i prostornu heterogenost sunčevog zračenja koja je mogla, preko razlika selektivnih pritisaka na vrednost osobina i njihovu plastičnost u odnosu na otvoreno stanište, da dovede do značajne diferencijacije ovih populacija. Slični rezultati koji govore o diferencijaciji biljaka poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa, mogu se pronaći i u drugim studijama (Dudley i Schmitt 1996; Donohue i sar. 2000; Wettberg i Schmitt 2005; Hovenden i Vander Schoor 2006). U prilog hipotezi da je u više heterogenim prirodnim staništima selektivno favorizovano povećanje plastičnosti govore i rezultati iz eksperimenta u kojem je varirana količina hranljivih materija koja je dodavana biljkama *I. pumila* (Avramov 1996, neobjavljeni podaci). U ovoj studiji, populacija Dina, u čijem je staništu variranje količine hranljivih materija veliko, ispoljava veću plastičnost u odgovoru na gradijent hranljivih materija u odnosu na populaciju Šuma. Uzimajući u obzir pre svega značajne promene vrednosti SLA, dobijeni rezultati na *I. pumila* potvrđuju hipotezu da sredinska heterogenost svetlosnih uslova može dovesti do selekcije za veći stepen plastičnosti kod funkcionalno važnih osobina.

Potencijal za evoluciju fenotipske plastičnosti određen je, pre svega, količinom unutar-populacione genetičke varijabilnosti plastičnosti (Via i Lande 1985). Falconer (1952) je prvi naveo da se jedna osobina ispoljena u dve sredine može razmatrati kao dva 'stanja osobine' ispoljene u samo jednoj sredini. Svako 'stanje osobine' ima merljivu genetičku varijabilnost u sredini u kojoj se ispoljava, pa je moguće pretpostaviti da dva stanja imaju u izvesnoj meri zajedničku genetičku osnovu, koja se može detektovati preko prisustva genetičke korelacije izmedju ova dva stanja. Visoka vrednost genetičke korelacije stanja osobine u dve sredine ukazuje da prilikom razvića osobine u različitim

sredinama dolazi do ekspresije uglavnom istih gena i to na isti način (Falconer 1981). Prema Via i Lande (1985), svaka genetička korelacija jedne osobine između dve sredine koja je manja od 1, može se smatrati pokazateljem prisustva genetičke varijabilnosti fenotipske plastičnosti te osobine. U ovom radu, značajne korelacije jedne osobine u dve sredine dobijene su samo za populaciju Dina, kako za osobine do 18. dana, tako i za one merene nakon 6 meseci. Nešto veći broj značajnih korelacija ustanovljen je u višem delu svetlosnog gradijenta (između H i M tretmana). Analizom varijanse na standardizovanim podacima utvrđena je značajna interakcija genotip x tretman za variranje samo jedne osobine, što ukazuje na veoma mali procenat juvenilnih karakteristika biljaka *I. pumila* koje ispoljavaju značajnu genetičku varijabilnost fenotipske plastičnosti. Najveći broj osobina karakterišu visoke pozitivne korelacije između dva stanja, odnosno nivo podudarnosti genetičkih osnova fenotipske ekspresije u različitim sredinama je visok, a veličina genetičke varijabilnosti plastičnosti mala. Kod biljaka poreklom iz populacije Šuma nema značajnih korelacija, mada je važno napomenuti da je veličina tih korelacija manja u odnosu na populaciju Dina i prisutno je više negativnih korelacija (Slika 8). Na osnovu toga se može pretpostaviti da je nivo podudarnosti genetičke osnove fenotipa u dve sredine niži nego kod istih osobina biljaka poreklom iz populacije Dina. Interesantna je slaba saglasnost grafičkog prikaza i statističke analize ovog fenomena. Naime, na Slici 4 se mogu uočiti brojna ukrštanja normi reakcija za osobine kod kojih su dobijene značajne korelacije 'stanja' u dva svetlosna tretmana. Objašnjenje je dao Falconer (1990) prema kome u populacijama koje imaju genotipove sa različitim oblicima normi reakcija, veličina populacionih parametara zavisiće od toga 'koja konfiguracija je predominantna'. Ako prihvatimo stav koji su izneli Via i Lande (1985, 1987) da svaka korelacija osobine u dve sredine manja od 1 ukazuje na mogućnost delimično nezavisne evolucije u tim sredinama, i ako uzmemo u obzir veliki broj ukrštanja normi reakcija, može se zaključiti

da nedostatak značajnih interakcija u ovoj analizi ne bi trebalo da predstavlja značajno ograničenje adaptivne diferencijacije dve populacije *I. pumila*.

Proučavanje korelacija osobina unutar prirodnih populacija i variranje korelacionih matrica izmedju populacija i izmedju različitih sredinskih uslova važno je za evolucione studije iz najmanje dva razloga. S jedne strane, na osnovu prisutnih ograničenja i selektivnih pritisaka moguće je predvideti buduće evolucione putanje fenotipova (Lande i Arnold 1983). S druge strane, ove analize nam pružaju mogućnost da utvrdimo selektivne pritiske i moguće predjašnje događaje koji su oblikovali trenutni fenotip nekog organizma (Armbruster i Schwaegerle 1996). Genetičke korelacije mogu ograničiti evoluciju optimalnog fenotipa, jer će evolucione promene jedne osobine biti zavisne od genetičkih promena druge osobine, pa nijedna od njih neće dostići adaptivni maksimum (Pigliucci 2001).

Iz ovih razloga proučavanje stabilnosti genetičkih matrica u različitim sredinama ima važnu ulogu u kvantitativnoj genetici i predmet je brojnih teoretskih i empirijskih istraživanja (Roff 2000; Donohue i sar. 2000; Jones i sar. 2003; Pigliucci 2005). U ovom eksperimentu utvrđene su značajne razlike izmedju fenotipskih i genetičkih korelacija osobina u različitim svetlosnim tretmanima. Slični rezultati promenljivosti korelacionih matrica sa izmenom sredine, tj. plastičnost korelacija, mogu se pronaći u radovima drugih autora (Schlichting 1986; Waitt i Levin 1993; Pigliucci i sar. 1995; Tucić i sar. 1998). Za osobine merene do 18. dana starosti, najveći broj statistički značajnih korelacija (i fenotipskih i genetičkih) ustanovljen je u tretmanu visokog intenziteta svetlosti. Ove razlike su prevashodno posledica veće integrisanosti osobina dinamike pojave prvih listova (phyllochron 1 i phyllochron 2) sa ostalim osobinama pod jačim intenzitetom svetlosti. Ako pretpostavimo da je visok intenzitet svetlosti povoljniji za rast klijanca *I. pumila*, dobijeni rezultati su u saglasnosti sa rezultatima Heberta i sar. (1994) i Mazer i Schicka (1991), prema kojima je broj značajnih korelacija bio veći u povoljnijim uslovima.

Sa druge strane, dobijeni rezultati iz ovog rada su u suprotnosti sa podacima koje su prikazali Waitt i Lewin (1993). Razlike u korelisanosti osobina izmedju različitih sredina mogu dovesti do različitih odgovora na selekciju zavisno od sredinskih uslova. Veći broj pozitivnih statistički značajnih korelacija pod visokim intenzitetom svetlosti podrazumeva i potencijalno brži odgovor na selekciju svake od korelisanih osobina. Brži odgovor na selekciju mogao bi predstavljati evolucionu prednost populacije, ali takva pretpostavka ne mora nužno biti ispravna. Naime, kako pokazuju eksperimentalni podaci, veza izmedju korelisanosti osobina i konačne performanse kod biljaka, jeste species-specifična (Schlichting 1989a; Waitt i Lewin 1993). Korelacione matrice osobina merenih na biljkama starim 6 meseci pokazuju drugačije odnose u odnosu na mlade klijance - na niskom intenzitetu svetlosti utvrđen je najveći broj značajnih genetičkih korelacija. Znatno veći broj fenotipskih u odnosu na genetičke korelacije u svim eksperimentalnim tretmanima i u obe populacije podrazumeva veći stepen fenotipske integrisanosti. Prema kvantitativno genetičkoj teoriji, genetički i sredinski uzroci korelacija se kombinuju i konačno produkuju fenotipske korelacije. Zbog ove dualne prirode fenotipskih korelacija jasno je da veličina i znak fenotipskih i genetičkih korelacija nisu neophodno povezani (Falconer 1981). Dakle, ustanovljena razlika izmedju dva tipa korelacija mogla je biti posledica mikrosredinske varijabilnosti, odnosno promenjene sredinske komponente fenotipskih korelacija (Harding i sar. 1990). U literaturi se mogu pronaći različiti empirijski rezultati o odnosima genetičkih i fenotipskih korelacija – od onih koji su u suprotnosti sa rezultatima ovog rada - ‘da su fenotipske korelacije dobar odraz njihovih genetičkih kopija kod biljaka’ (Waitt i Levina 1998), do nalaza koji su u saglasnosti sa zaključcima na *I. pumila* - ‘da fenotipske korelacije ne bi trebalo koristiti u kvantitativno genetičkim modelima evolucije’ (Willisa i sar. 1991). Nizak nivo genetičke povezanosti većine osobina *I. pumila* u svim tretmanima ukazuje da ove osobine mogu nezavisno evoluirati. Drugim rečima, ograničenja za evoluciju optimalnog genotipa u primenjenim svetlosnim

uslovima nisu prisutna u većoj meri. U ovom eksperimentu utvrđene su značajne razlike fenotipskih i genetičkih korelacionih matrica između različitih populacija *I. pumila* (Mantelov t-test poredjenja matrica biljaka iz populacije Dina i Šuma). Slični odnosi korelacionih matrica pronađeni su i u drugim studijama na različitim populacijama i vrstama (Nicotra i sar. 1997; Roff i Mousseau 1999). Kao što su Armbruster i Schwaegerle (1996) naglasili, ovakve inter-populacione studije pružaju nam sliku rezultata skorašnjih evolucionih događaja koji su doveli do diferencijacije populacija Dina i Šuma.

4.2. Ontogenetska plastičnost

Ekološki značaj sposobnosti biljaka da odgovore na sredinsku varijabilnost dostupne svetlosti je odavno poznat. Pigliucci (2001) konstatuje da iako je očigledno da plastičnost koju uočavamo kod adultnih jedinki vodi poreklo iz promena razvića nastalih u ranijim fazama, mali broj istraživanja se do danas bavio analizom kada i na koji način se ove promene dešavaju. Na primer Jones (1995) je koristeći ontogenetski pristup morfološke razlike listova ‘senke’ i ‘sunca’ *Cucurbita argirosperma* objasnila razlikama u fenotipskoj plastičnosti a ne dužinom juvenilnog razvića. Pasche i sar. (2003) su pratili razlike velikih i malih populacija *Cochleria bavarica* u različitim sredinskim uslovima tokom dužeg perioda vremena. Zaključili su da razlike između populacija *C. bavarica* mogu biti velike kako u najstresnijem tako i u najmanje stresnom tretmanu zavisno od toga u kom periodu razvića biljaka se posmatraju.

U ovom radu proučavani su obrasci ontogenetskih promena osobina u tri svetlosna tretmana kod biljaka *I. pumila* poreklom iz dve populacije čija se staništa značajno razlikuju po svetlosnim uslovima. Dobijeni rezultati pokazuju da unutar populacija *I. pumila* postoji značajna genetička varijabilnost kako ontogenetskih putanja, tako i načina na koji sredina menja te putanje. Na osnovu profile-analiza uočava se da sve četiri analizirane osobine konstantno rastu tokom praćenog perioda vremena (dvanaest

nedelja). Ako se uporede ovi rezultati sa merenjima klijanaca starih do 18. dana i merenjima nakon 6 meseci rasta, može se zaključiti da u periodu ponovljenih merenja (klijanca starosti do tri i po meseca) dolazi do izražaja veća dužina života listova sa niskog intenziteta svetlosti. Produženo trajanje listova pod slabom svetlošću rezultuje većim brojem listova kod starijih biljaka (nakon 6 meseci rasta), iako je inicijalan broj listova u prvim fazama razvića, do 18-tog dana, bio prosečno veći kod klijanaca koji su rasli u uslovima visokog intenziteta svetlosti. Značajan efekat populacije na variranje broja listova u ponovljenim merenjima prevashodno je bio rezultat većeg broja listova u populaciji Šuma (Slika 14). Takav trend se uočava i kod biljaka starih 6 meseci.

Visina biljke, procenjena preko dužine najvećeg lista, pokazuje interesantan obrazac razvića. Od početka merenja, preko ponovljenih merenja, pa sve do starosti od 6 meseci, visina biljke se povećava sa smanjenjem intenziteta svetlosti – najveća je na niskom svetlosnom tretmanu. Ovakav plastični odgovor u varijabilnim svetlosnim uslovima svrstava se u skup fenotipskih promena koje se zajedničkom imenom označavaju kao ‘sindrom tolerisanja senke’ (eng. *shade tolerance syndrome*) (Smith i Whitelam 1997). Iako se populacije nisu značajno razlikovale u srednjoj vrednosti i varijansi, ni u jednoj od tri grupe merenja (18. dana, ponovljena merenja i merenja posle 6 meseci), uočene su razlike u plastičnosti visine biljaka pri starosti od 18. dana u celom eksperimentalnom gradijentu svetlosti. U populaciji Šuma u ovoj najranijoj fazi razvića, utvrđene su veće vrednosti indeksa plastičnosti za visinu biljke u poredjenju sa populacijom Dina. S obzirom da je stanište populacije Šuma vremenski i prostorno heterogenije po dostupnoj količini sunčeve energije od otvorenih staništa, može se pretpostaviti da u takvim uslovima plastični genotipovi imaju selektivnu prednost u odnosu na neplastične genotipove. U populaciji Dina, drugačiji pravac delovanja prirodne selekcije na fenotipsku plastičnost visine biljke mogao je dovesti do uočene evolucione divergencije plastičnosti izmedju populacije Dina i Šuma kod *I. pumila*. U kasnijim

fazama razvića (period ponovljenih merenja), nestaju razlike plastičnosti visine biljke između dve populacije.

Razlike između tretmana i populacija u ontogenetskim putanjama nisu konstantne tokom čitavog perioda razvića („Profile” - analiza, Tabela 32). Za osobine visina biljke i površina lista utvrđeni su složeni obrasci ontogenetskih normi reakcija, a značajne razlike rasta između tretmana prisutne su tokom većeg dela ontogenije. Sa druge strane, značajne razlike broja i širine listova između tretmana i između populacija potiču iz samo jednog ili dva perioda merenja. Na osnovu ovih rezultata, može se zaključiti da ukoliko je neka od ovih osobina korelisana sa adaptivnom vrednošću efekat selekcije na ove osobine u populacijama *I. pumila* zavisiće od perioda razvića u kome deluje.

Analiza trenda ponovljenih merenja pokazala je da osim linearnih promena postoje i brojna nelinearna povećanja vrednosti četiri osobine (Tabela 33). Ustanovljeni nelinearni trendovi ukazuju na značajne promene stope rasta genotipova i populacija, kao i da takva promena zavisi od svetlosnih uslova u kojima biljke rastu. Na primer, u periodu između 8. i 10. nedelje rasta, značajan kvadratni nivo efekta populacije na vremensko variranje broja listova ispoljava se preko usporavanja povećanja broja listova u populaciji Dina i povećanja brzine promene broja listova u populaciji Šuma (Slika 14).

Generalno, kroz zajedničku analizu variranja sve 4 osobine (čtetvorofaktorska MANCOVA) utvrđeno je da se ontogenetske norme reakcije značajno razlikuju između tretmana, populacija i genotipova (Tabela 34). Razlike između populacija znatno manje doprinose ukupnoj varijabilnosti srednjih vrednosti i ontogenetskih normi reakcija u odnosu na razlike između svetlosnih tretmana. Pri tome, visina biljke je osobina koja najviše doprinosi ovim razlikama. Multivarijanta promena juvenilnih biljaka vrste *I. pumila* tokom ontogenije zavisi u maloj meri od populacionog porekla, ali ispoljava veliku sredinsku fleksibilnost.

Iz opsežne analize ontogenetske perspektive biljaka *I. pumila* proizilazi veoma važan zaključak – slična forma na kraju razvića može nastati promenom različitih razvojnih parametara (dužina i brzina razvića). Na primer, dinamika izduživanja biljaka (osobina visina biljke) može se menjati sa fazama razvića u različitim svetlosnim uslovima, pa ipak na kraju rezultovati sličnim prosečnim visinama. Biljke koje su rasle u tretmanu srednjeg intenziteta svetlosti prilično rano započinju sa usporavanjem rasta (visina biljke), da bi se kasnije rast ponovo ubrzao, dok je pod niskim intenzitetom svetlosti dinamika okarakterisana znatno kasnijim ulaskom u fazu usporenog rasta (Slika 15). Ovakvi podaci potvrđuju pretpostavke da prirodna selekcija može imati isti konačan rezultat putem diferencijalnih promena različitih aspekata razvića u različitim sredinama (Pigliucci i Schlichting 1995, Schlichting i Pigliucci 1995). Prema Pigliucciju i sar. (1997), ovako sagledana genetička varijabilnost prirodnih populacija neuporedivo je veća od one koja se procenjuje samo na osnovu statičkog prikaza fenotipskog variranja u jednoj sredini. Samim tim, odgovor na selekciju može zavisi od genetičke varijabilnosti u različitim ontogenetskim fazama i/ili od učestalosti različitih sredina.

Iako je poznato da selekcija može menjati pravac ili intenzitet zavisno od ontogenetske faze (Pigliucci 2001), malo pažnje u dosadašnjim istraživanjima bilo je posvećeno ontogenetskim promenama alometrijskih odnosa koji mogu značajno uticati na evolucione odgovore (Wilson i Reale 2006). Posebno su retka istraživanja promena genetičkih korelacija tokom ontogenije u različitim svetlosnim sredinama. Na primer, Walters i sar. (1993) su pratili ontogenetske promene više vrsta biljaka pod različitim intenzitetima svetlosti i dobili su sredinski-zavisne alometrijske odnose između osobina. Pigliucci i Schlichting (1995) su analizirali promene alometrije visine biljke i broja listova kod dve populacije tokom ontogenije u tri svetlosna tretmana i zaključili su da su populacije slične u obrascima alometrijskih promena, ali da se korelacije tokom ontogenije značajno menjaju u različitim svetlosnim tretmanima. U ovom radu na biljkama

I. pumila uočene su značajne promene broja listova i površine najvećeg lista sa promenom intenziteta svetlosti, pa je bilo potrebno analizirati na koji način se tokom ontogenije menjaju odnosi ove dve osobine u dve populacije. Rezultati su ukazali na veoma složen alometrijski odnos između osobina, posebno u odnosu na genetičke korelacije. Ustanovljeno je da se odnos menja zavisno od primenjenog tretmana, od populacije, kao i od perioda razvića. Na primer, značajne genetičke korelacije između broja listova i površine lista uočene su samo kod populacije Dina na niskom intenzitetu svetlosti i to ne u svim periodima merenja. Takav nalaz ukazuje da su evoluciona ograničenja uslovljena genetičkim korelacijama (Via 1987) izraženija u 'lošijim' sredinskim uslovima. Slične rezultate dobio je Pigliucci (1997) proučavajući ontogenetske promene korelacije između broja cvetova i visine biljke *Arabidopsis thaliana*. Jasno je da bi genetička ograničenja evolucionih putanja ove dve osobine mogla biti ontogenetski zavisna i sredinski-specifična.

Rezultati analiza kontinuirano praćenih osobina na biljkama *I. pumila* jasno pokazuju da se veličine plastičnosti broja listova, dužine i širine najvećeg lista i površine najvećeg lista menjaju tokom razvića i, takodje, da se razlikuju u različitim delovima svetlosnog gradijenta, kao i između populacija. Veličina plastičnih odgovora broja listova i visine biljke na promenu svetlosnih uslova se smanjuje tokom ontogenije. Cheplick (1995) je u svom radu na vrsti *Amphibromus scabrivalvis* prikazao nešto drugačije rezultate. Na osnovu analize plastičnosti u odgovoru na režim ishrane tokom tri perioda razvića, zaključio je da se plastičnost nekih osobina povećava sa vremenom. Pigliucci i sar. (1997) su pratili promene plastičnosti osobina visina biljke i broj listova u eksperimentu različite ishrane tokom razvića kod dve srodne vrste *Lobelia cardinalis* i *L. siphilitica*. Njihovi rezultati ukazuju da ne postoji uniformni trend veličine fenotipske promene, tj. plastičnost se povećavala ili smanjivala tokom ontogenije zavisno od vrste i nutritivnog tretmana. Potrebno je naglasiti da se u eksperimentima Cheplick-a i Pigliucci-a radilo o

variranju ishrane pa nije moguće vršiti direktno poredjenje rezultata sa rezultatima dobijenim na *I. pumila*. Rezultati istraživanja na *I. pumila* ukazuju da se potencijal za delovanje selekcije na srednje vrednosti i plastičnosti ovih osobina može razlikovati zavisno od faze razvića, populacije i dela svetlosnog gradijenta.

Rezultati dobijeni u analizi ontogenetske plastičnosti na vrsti *I. pumila* naglašavaju značaj kombinovanja proučavanja plastičnosti i ontogenetskih putanja. Jasno je da selekcija može dovesti do istih krajnjih rezultata delujući na različite aspekte razvića u različitim sredinama. Ograničenja u odgovoru na selekciju kroz gnetičke korelacije izmedju osobina, menjaju se tokom ontogenije i u odnosu na sredinske promene. Populacije se ne moraju razlikovati u evolucionom potencijalu i pravcu delovanja prirodne selekcije u jednoj sredini (ili periodu razvića), ali se ta razlika može ispoljiti sa promenom sredine (ili u drugoj fazi ontogenije).

4.3. Materinski efekti

Rezultati ovog eksperimenta pokazuju da postoji značajan materinski doprinos fenotipskoj varijabilnosti mase semena i većine analiziranih osobina u ranim fazama razvića kod *I. pumila*.

Za osobine biljaka iz populacije Dina koje su merene 18. dana nakon klijanja semena, ustanovljen je značajan efekat materinske grupe u multifaktorskim analizama varijanse kako onim koje uključuju faktor tretman tako i onim koje su radjene za svaki tretman posebno. Materinski efekti na variranje većine osobina u ranim fazama razvića nisu bili značajni u svakom od tri svetlosna tretmana, što ukazuje da doprinos materinskih vanjedarnih faktora fenotipskom variranju zavisi od sredine u kojoj su klijanci rasli. U prilog tome govori i značajna interakcija tretman x materinska grupa za nekoliko osobina merenih 18. dana. Značajna interakcija izmedju materinske grupe (unutar familije) i sredine ukazuje na variranja novoa i nagiba normi reakcije u odnosu na svetlosne uslove

koje je uzrokovano materinskim efektima. Razlika u rangi potomaka različitih materinskih grupa zavisno od uslova sredine (ukrštene norme reakcije) može dovesti do selektivnog favorizovanja različitih materinskih grupa u različitim sredinama.

Efekti materinske grupe (unutar porodice) bili su značajni i za osobine kod kojih efekat porodice nije bio značajan iz čega se može zaključiti da materinski doprinosi fenotipskom variranju u ranoj fazi razvika *I. pumila* prevazilaze uticaj jedarnih gena potomaka. Weis i sar. (1987) su dobili slične rezultate na vrsti *Solidago altissima*: materinski efekti na početku sezone rasta imali su snažan uticaj na variranje dimenzija stabla i lista, dok su efekti genetičkog identiteta postali izraženiji na kraju vegetacionog perioda (obrnut odnos materinskih i genetičkih efekata). Weiner i sar. (1997) su takodje dobili da se materinski efekti ispoljeni preko mase semena smanjuju tokom vremena i da nestaju posle 8 nedelja od klijanja. Takvi rezultati nisu neočekivani budući da su rane faze razvika klijanaca u velikoj meri zavisne od rezervnih hranljivih materija koje su skladištene u endospermu semena (Cooper i MacDonald 1970; Kennedy i sar 2004), a što opet zavisi od jedarnog genotipa majke (Edwards i Emara 1970; Alexander i Wulff 1985; Roach i Wulff 1987; Biere 1991; Banuelos i Obeso 2003). Kvalitet i kvantitet rezervi u semenu nije jedini način da se prenesu efekti materinske sredine na potomstvo. Andalo i sar. (1999) su, na primer, predložili drugačiji mehanizam prenosa - preko mehanizma koji dovodi do sredinski-specifične aktivacije gena.

Iako je udeo materinskih vanjedarnih efekata u ukupnom fenotipskom variranju bio relativno nizak (Tabela 13), ipak je kod polovine osobina merenih do 18. dana veći u svim tretmanima u poredjenju sa udelom varijanse genotipova. Koeficijent materinskog efekta (m^2) i koeficijent materinske varijacije (CV_M), korišćeni kao mere veličine i varijabilnosti materinskog efekta, bili su specifični za osobinu i imali su različite vrednosti u različitim svetlosnim tretmanima. Najveću vrednost koeficijenta materinskog efekta imala je osobina masa biljke 18. dana. Najniže prosečne vrednosti heritabilnosti

materinskog efekta dobijene su u visokom intenzitetu svetlosti, slično heritabilnosti u širem smislu. Slične rezultate utvrdili su i drugi istraživači. Wulff (1986) je na osnovu pručavanja efekta veličine semena *Desmodium paniculatum* na rast klijanaca i više fizioloških osobina zaključila da veća masa semena donosi kompetitivnu prednost klijancima koji rastu na otvorenom staništu, dok te prednosti nema kada klijanci rastu u šumi. Schmitt i sar. (1992) su pokazali da je kod vrste *Plantago lanceolata* efekat materinske sredine (intenzitet svetlosti) na procenat i brzinu klijanja značajan samo kod semena koja su klijala u mraku. Shaw i Platenkamp (1993) su u svom radu na vrsti *Nemophila menziesii* ustanovili značajne materinske efekte kod klijanaca koji su rasli u kompetitivnom okruženju, ali ne i kod onih koji su rasli u odsustvu kompetitivnih interakcija. Causin (2004) je proučavao uticaj materinske sredine (kvalitet svetlosti, tj. odnos R/FR) na karakteristike potomaka kod vrste *Chenopodium album* i zaključio da taj efekat zavisi od količine nitrata u supstratu u kome rastu klijanci. Brojni radovi ovog tipa ukazuju da je ovo čest fenomen kod biljaka. U većini radova u kojima su praćene veze sredinskih uslova i materinskih efekata analizirani su prosečni efekti na nivou populacije, a znatno manje su proučavane veze sredinskih uslova i varijanse materinskih efekata unutar populacija (Rasanen i Kruuk 2007). Varijabilnost materinskih efekata između jedinki u eksperimentu na *I. pumila* se povećavala sa povećanjem sredinskog stresa – smanjenjem intenziteta svetlosti. Ovi rezultati ukazuju da bi značaj sredinski determinisanih materinskih efekata za selekciju mogao biti veći u stresnijim sredinama gde bi snažna selekcija mogla smanjiti aditivnu genetičku varijansu (Charmantier i Garant 2005). Ovakvi rezultati sugerišu da bi potencijal prirodne selekcije da diferencijalno deluje na materinske genotipove mogao u velikoj meri zavisiti od sredine u kojoj se odvija razviće potomaka.

Rezultati iz eksperimenta sa *I. pumila* jasno ukazuju da razlike materinskog vanjedarnog doprinosa, imaju prevashodan uticaj na klijanje, fenologiju i dimenzije

klijanaca u najranijim fazama razvića (prvih nekoliko nedelja posle klijanja). Genetička varijansa za ove osobine je mala i često nižih vrednosti od materinske varijanse. Na osnovu takvih rezultata može se zaključiti da, ukoliko su fenotipske razlike između klijanaca prevashodno rezultat materinskog doprinosa u najranijim fazama razvića i ukoliko je ta varijabilnost korelisana sa adaptivnom vrednošću, prirodna selekcija će favorizovati određene materinske vanjedarne genotipove u većoj meri nego jedarne genotipove klijanaca (Biere 1991).

Za razliku od osobina merenih na klijancima starim 18. dana, kod karakteristika merenih na klijancima starim 6 meseci utvrđen je značajan efekat materinske grupe na variranje samo dve od 12 osobina: gustinu stoma i koncentraciju hlorofila. Ni za jednu morfološku osobinu nije ustanovljen značajan materinski efekat. Efekat interakcije između tretmana i materinske grupe bio je statistički značajan za fenotipsko variranje samo jedne osobine – broj listova. Može se zaključiti da su osobine u ranim fazama razvića (do 18. dana rasta) pod značajnijim uticajem materinskih efekata u odnosu na osobine starijih biljaka (nakon 6 meseci razvića).

Na sličan zaključak navodi i manji udeo materinskih vanjedarnih efekata u ukupnoj varijansi osobina i manji prosečni koeficijenti materinskog efekta (m^2) nakon 6 meseci rasta u odnosu na mlade biljke. Koeficijent variranja materinskog efekta bio je visok samo za fiziološke osobine, što ukazuje da osobine merene posle 6 meseci imaju sličan opseg variranja materinskog efekta u svetlosnom gradijentu. Dakle, materinski vanjedarni efekti na variranje osobina opadaju sa starošću biljaka *I. pumila*, pa će prirodna selekcija u kasnijim fazama razvića prevashodno delovati na jedarne genotipove preko ispoljene fenotipske varijabilnosti (Biere 1991), a u mnogo manjoj meri na materinske vanjedarne genotipove majke.

Varijabilnost materinskih efekata procenjena je i preko materinskih korelacija jedne osobine u dva tretmana. Kod osobina merenih do 18. dana dobijene su značajne

materinske korelacije između tretmana za tri osobine dok za osobine merene posle 6 meseci nije dobijena ni jedna značajna korelacija. To znači da se tokom razvika smanjuje i inače mala količina varijabilnosti materinskog efekta procenjena na ovaj način.

Trend opadanja materinskog efekta tokom razvika uočen je i kod drugih biljnih vrsta i uglavnom su objašnjenja bila povezana sa delovanjem materinske sredine (Roach 1986; Schmitt i Antonovics 1986; Mazer i Schick 1991; Platenkamp i Shaw 1993; Tucić i Avramov 1996; Lopez i sar. 2003; Kennedy i sar. 2004). Smatra se da sredinski materinski efekti nastaju zbog razlika u sredinskim uslovima kojima su izložene materinske biljke, kao i zbog razlika u materinskom ulaganju u razviće semena. Iako eksperiment na *I. pumila* ne daje mogućnost da se jasno odvoje ova dva faktora, budući da su ukrštanja obavljana u prirodnim uslovima na relativno maloj površini u kojoj je mala verovatnoća značajnijeg variranja sredinskih faktora, ipak se čini verovatnim da su uočeni materinski efekti poreklom od različitog ulaganja majki u formiranje semena.

Slično genetičkim korelacijama koje pokazuju u kojoj meri su dve osobine determinisane istim genima (plejotropija) ili različitim genima koji se vezano nasledjuju (gametska neravnoteža), materinske korelacije mere stepen u kome su dve osobine određene istim materinskim doprinosom (Weis i sar. 1987). Na primer, na veličinu lista i broj listova jedne biljke može istovremeno pozitivno uticati veća količina hranljivih materija deponovana u endospermu. Materinski efekti imaju važan uticaj na rane faze razvika *I. pumila*, slično brojnim vrstama u različitim studijama (Alexander i Wulff 1985; Shaw i Platenkamp 1993; Lacey 1996; Wolf 2000; Susko i Lovett-Doust 2000; Munir i sar. 2001; Lopez i sar. 2003) i bilo je očekivano da ovi efekti na variranje različitih juvenilnih osobina budu međusobno korelisani. Takođe, ako selekциони režimi unutar različitih materinskih sredina mogu promeniti veličinu materinskog doprinosa ukupnom fenotipskom variranju juvenilnih osobina klijanaca, tada je realno očekivati da će se i struktura materinskih korelacija menjati pod delovanjem sredinskih faktora. U ovom

radu, pokazano je da su svetlosni uslovi pod kojima su rasli klijanci *I. pumila* značajno uticali na strukturu materinskih korelacija osobina ranih faza razvića (Tabele 15. i 29.). Najviše značajnih materinskih korelacija bilo je u uslovima visokog intenziteta svetlosti, a najmanje na niskom. Broj značajnih materinskih korelacija za osobine do 18. dana bio je očekivano veći nego za osobine starijih biljaka, a u oba slučaja bio je veći od broja značajnih genetičkih korelacija u sva tri svetlosna tretmana. Ovi podaci ukazuju da bi evoluciona ograničenja usled povezanosti ispoljavanja materinskih efekata kod različitih osobina mogla biti značajnija u ranoj fazi razvića nego ograničenja zasnovana na genetičkim korelacijama. Takodje, stepen fenotipske integracije na osnovi materinskih efekata (meren preko materinskih korelacija) bio je veći kod biljaka u ranim fazama rasta nego kod onih starih 6 meseci i to posebno na visokom intenzitetu svetlosti. Promena svetlosnih uslova značajno je uticala na promenu strukture korelisanosti materinskih efekata (broj značajnih materinskih korelacija i veličina koeficijenata materinske korelacije) osobina u najranijim fazama razvića *I. pumila*. Slično materinskim vanjedarnim efektima na variranje osobina, stepen korelisanosti materinskih efekata i uticaj svetlosnog režima na strukturu ovih matrica opadali su sa starošću biljaka *I. pumila*. Budući da su oba uzroka materinskog efekta, i genetički i sredinski, potencijalno uključeni u koeficijent materinske korelacije, neophodno je poznavanje relativnog doprinosa svakog od njih, kao i relativne učestalosti svetlosnih uslova, da bi se odredio evolucioni značaj materinskih efekata u fenotipskoj integraciji klijanaca *I. pumila*.

Analiza varijanse ponovljenih merenja koja kao faktor uključuje i materinsku grupu ugnježdjenu u genotip pokazala je da postoji varijabilnost ispoljavanja materinskog efekta tokom razvića biljaka *I. pumila* koji obuhvata period od 12 sedmica počevši od 18. dana starosti. Značajna ontogenetska varijabilnost materinskog efekta dobijena je za dve od četiri osobine koje su više puta merene: visinu biljke i površinu najvećeg lista. Do značajnog variranja materinskih izvora fenotipskog variranja tokom razvića ove dve

osobine dovode promene koje se dešavaju uglavnom u prvih nekoliko dvonedeljnih intervala. S obzirom da ove dve osobine ispoljavaju značajne materinske efekte tokom prvih par nedelja, merenja heritabilnosti materinskog efekta koja se koriste u proceni odgovora na selekciju ovih osobina takodje će se menjati tokom ontogenije (Mazer i Delesalle 1996a). Dobijeni rezultati su u saglasnosti sa radom Weiner i sar. (1997) koji su takodje utvrdili da plastičnost ispoljavanja materinskog efekta kod *Centaurea maculosa* zavisi od faze razvića. Pošto je eksperiment na *I. pumila* izveden u kontrolisanim sredinskim uslovima, čime su redukovani sredinski izvori variranja, dobijeni rezultati verovatno predstavljaju gornju granicu varijabilnosti materinskih efekata prisutne u populaciji Dina (Mazer i Delesalle 1996b). Ontogenetske promene materinskih korelacija, tj. alometrijskog odnosa broja listova i površine najvećeg lista, detektovane su tokom čitavog perioda razvića (Slika 20). Povezanost fenotipskog ispoljavanja broja listova i površine lista uslovljena zajedničkim materinskim faktorima značajno se razlikuje izmedju svetlosnih tretmana. Značajne materinske korelacije ustanovljene su u uslovima niskog intenziteta svetlosti, pa možemo zaključiti da su evolucione promene ove dve osobine najsnažnije materinski povezane u ovom tretmanu. Iako se tokom ontogenije materinske korelacije ove dve osobine u različitim sredinama značajno razlikuju, na kraju 12-nedeljnog perioda razvića alometrijski odnosi su gotovo identični, što znači da je veličina ispoljene ontogenetske varijabilnosti materinskih korelacija najmanja na kraju ovog perioda. Proučavanja ontogenetskih promena materinskih korelacija *I. pumila* pokazuju da su ograničenja u odgovoru na selekciju zavisna kako od sredinskih uslova tako i od faze razvića.

5. ZAKLJUČCI

U ovom radu analizirani su obrasci i veličine fenotipske plastičnosti velikog broja osobina ranih faza životnog ciklusa vrste *Iris pumila* u odnosu na variranje intenziteta ambijentalne svetlosti. Istraživanja su zasnovana na eksperimentima sa uzorcima semena iz dve prirodne populacije, dobijenog kontrolisanim ukrštanjem. Eksperimentalni dizajn obuhvatao je tri svetlosna intenziteta (svetlosna tretmana). Istražene su tri faze juvenilnog perioda *I. pumila*: od klijanja semena do 18. dana, 6 dvonedeljnih intervala posle 18. dana i 6 meseci posle klijanja. Na osnovu procena i poredjenja različitih aspekata variranja ispitivanih osobina dobijeni su sledeći zaključci:

1. Juvenilne osobine *I. pumila* (fenološke, morfološke, anatomske i fiziološke) ispoljavaju značajnu fenotipsku plastičnost indukovanu promenom intenziteta svetlosti. Pored izuzetnog potencijala genotipova *I. pumila* da odgovore promenom fenotipa na promenjene uslove životne sredine, značajno je naglasiti da su veličina i pravac odgovora bili specifični za osobinu, kao i za deo primenjenog svetlosnog gradijenta. Povećanje intenziteta svetlosti ubrzavalo je dinamiku fenoloških osobina. Masa biljaka se povećava sa intenzitetom svetlosti. Plastičnost nadzemnih delova biljaka bila je veća od plastičnosti osobina korena. Listovi su bili izduženiji, uži i dugotrajniji na niskom intenzitetu. Totalna lisna površina i specifična lisna površina su se povećavale sa smanjenjem količine svetlosne energije, što bi i pored odsustva značajne promene koncentracije hlorofila moglo dovesti do povećanja prinosa fotosinteze mereno za čitavu biljku. Dobijeni rezultati pokazuju da je plastičnost morfoloških osobina - posebno SLA, najizraženiji odgovor na nizak intenzitet svetlosti klijanaca *I. pumila*.

2. Kod biljaka iz obe populacije veličina fenotipske plastičnosti većine morfoloških i nekih anatomskih osobina značajno je manja u delu svetlosnog gradijenta sa nižim intenzitetima svetlosti. Fenotipska plastičnost fizioloških osobina nije se značajno menjala sa promenom dela svetlosnog gradijenta koji je primenjen u ovom istraživanju.

4. Kvantitativno-genetički parametri (heritabilnost i genetičke korelacije) kod vrste *Iris pumila* variraju između različitih svetlosnih sredina. Nepostojanje trenda veličine heritabilnosti u odnosu na intenzitet svetlosti ukazuje da bi za određivanje pravca i intenziteta delovanja selekcije trebalo uzeti u obzir veći deo opsega prirodnog variranja sredinskog faktora. Relativno niske vrednosti heritabilnosti znače da pod delovanjem selekcije ove osobine imaju uglavnom ograničenu mogućnost promene. Razlike u broju značajnih korelacija u različitim sredinama mogle bi da dovedu do različitih odgovora na selekciju. Generalno nizak nivo genetičke povezanosti većine osobina u svim tretmanima znači da nisu prisutna u većoj meri ograničenja za evoluciju optimalnog genotipa u primenjenim svetlosnim uslovima.

3. Populacije Dina i Šuma ispoljavale su relativno nizak nivo genetičke diferencijacije za srednju vrednost osobina, pri čemu su ove razlike specifične za osobinu i fazu razvika u kojoj su merene. Medjupopulacione razlike između srednjih vrednosti uočene su samo u najranijoj fazi razvika – od klijanja semena do 18. dana. Biljke poreklom iz populacije Šuma imaju krupnije seme, brže klijaju, brže formiraju prvi list i brže troše rezervne materije iz semena. Plastičnost osobina, merena preko indeksa plastičnosti, bila je veća kod biljaka iz populacije Šuma, što je u saglasnosti sa hipotezom da u heterogenoj sredini prirodna selekcija favorizuje genotipove koji su plastičniji. Dve populacije *I. pumila* razlikuju se u veličini nasledne varijabilnosti za srednju vrednost osobina i njihovu plastičnost. Kod biljaka iz populacije Dina statistički značajna genetička varijabilnost srednje vrednosti familija uočena je kod većine osobina, dok je u populaciji Šuma ustanovljena za manji broj osobina. Heritabilnosti u širem smislu imale su relativno niske vrednosti i varirale su između svetlosnih tretmana, pri čemu su bile nešto veće u populaciji Dina. Značajna genetička varijabilnost plastičnosti utvrđena je za mali broj osobina. Heritabilnosti plastičnosti imale su male vrednosti, i nešto su veće u populaciji

Šuma. I pored malog broja značajnih interakcija genotipa i sredine, brojna ukrštanja normi reakcije ukazuju na prisustvo genetičke varijabilnosti fenotipske plastičnosti.

5. Pojedinačni genotipovi (familije) *I. pumila*, ali i populacije, značajno su se razlikovali u ontogenetskim normama reakcije. Varijabilnost ontogenetskih putanja ustanovljena je i u odnosu na sredinske svetlosne uslove. Razlike razvojnih putanja izmedju populacija bile su manje u poredjenju sa razlikama izmedju svetlosnih tretmana. Budući da ontogenetske razlike nisu ravnomerno rasporedjene tokom čitavog perioda razvića, može se pretpostaviti da bi odgovor na selekciju mogao zavisi od genetičke varijabilnosti u različitim fazama razvića ili od učestalosti različitih sredinskih faktora.

6. Korelacije izmedju osobina značajno su se menjale tokom razvića. Ovaj odnos zavisi od perioda razvića, svetlosnog tretmana i populacije. Značajne genetičke korelacije ustanovljene su samo u populaciji Dina na niskom intenzitetu svetlosti, i to samo u nekim periodima razvića. Na osnovu ovih rezultata se može zaključiti da kod klijanaca *I. pumila* iz populacije sa otvorenog staništa suboptimalni svetlosni uslovi povećavaju ograničenja evolucionih promena.

7. Doprinos materinskih vanjedarnih faktora fenotipskom variranju juvenilnih osobina zavisi od sredine u kojoj su klijanci rasli. Koeficijent matrinskog efekta (m^2) i koeficijent materinske varijacije (CV_M) bili su specifični za osobinu i svetlosni tretman. U tretmanu visokog intenziteta svetlosti ustanovljene su najniže prosečne vrednosti heritabilnosti materinskog efekta (m^2). Zavisnost ispoljavanja materinskih vanjedarnih uticaja od potomačkih sredinskih faktora pokazuje da selektivna vrednost materinskih genotipova zavisi od sredine u kojoj se odvija razviće potomaka.

8. U ranim fazama razvića *I. pumila* postoji značajna ontogenetska varijabilnost ispoljavanja materinskog efekta. Značajne efekte materinske grupe tokom ontogenije nalazimo za dve osobine (visina biljke i površina najvećeg lista) i to tokom prvih par nedelja razvića. Heritabilnost materinskog efekta ovih osobina takodje će se menjati

tokom ontogenije. Sa starošću klijanaca smanjuje se stepen ispoljavanja materinskih efekata, a povećava udeo njihovih jedarnih gena ukupnom fenotipskom variranju. Sličan trend je dobijen i kada je u pitanju interakcija materinske grupe i potomačke sredine. To bi moglo da znači da će u ovim najranijim fazama razvića *I. pumila* selekcija prevashodno delovati na određene materinske vanjedarne genotipove. Materinske korelacije se značajno menjaju tokom ontogenije pri čemu su ove promene i sredinski zavisne.

9. Svetlosni uslovi pod kojima se odvijalo razviće klijanaca *I. pumila* različito su uticali na strukturu (intenzitet i znak) materinskih korelacija. Najveći broj značajnih korelacije ustanovljen je u tretmanu visokog intenziteta svetlosti, prevashodno između osobina najmladjih klijanaca (do 18. dana). Takođe, značajne razlike između materinskih korelacionih matrica ustanovljene su samo u najranijim fazama razvića – do 18. dana starosti klijanaca. Intenzitet svetlosti nije imao značajan uticaj na ispoljavanje materinskih korelacija iste osobine u dve sredine. Broj statistički značajnih materinskih korelacija bio je mali u oba dela svetlosna gradijenta. Sa starošću klijanaca smanjivala se jačina ovih korelacija.

6. LITERATURA

- Aikio i Markkola A.M. 2002. Optimality and phenotypic plasticity of shoot-to-root ratio under variable light and nutrient availabilities. *Evolutionary Ecology* 16: 67-76.
- Alexander H.M. i Wulff R.D. 1985. Experimental ecological genetics in *Plantago* X. The effects of maternal temperature on seed and seedling characters in *P.lanceolata*. *Journal of Ecology* 73: 271-282.
- Andalo C., Mazer S.J., Godelle B. i Machon N. 1999. Parental environmental effects on life history traits in *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae). *New Phytologist* 142: 173-184.
- Antonovics J. i Schmitt J. 1986. Paternal and maternal effects on propagule size in *Antoxanthum odoratum*. *Oecologia* 69: 277-282.
- Armbruster W.S. i Schwaegerle K.E. 1996. Causes of covariation of phenotypic traits among populations. *Journal of Evolutionary Biology* 9: 261-276.
- Arnold S.J. 1981. Behavioral variation in natural populations. I. Phenotypic, genotypic and environmental correlations between chemoreceptive responses to prey in the Garter snake, *Thamnophis elegans*. *Evolution* 35(3): 489-509.
- Arnold, S.J. i Wade, M.J. 1984. On the measurement of natural and sexual selection: theory. *Evolution* 38: 709-719.
- Avramov S., Pemac D. i Tucić B. 2007. Phenotypic plasticity in response to an irradiance gradient in *Iris pumila*: adaptive value and evolutionary constraints. *Plant Ecology* 190(2): 275-290.
- Ballare C.L. 1999. Keeping up with the neighbours: phytochrome sensing and other signalling mechanisms. *Trends in Plant Science* 4: 97-102.
- Baltzer J.L. i Thomas S.C. 2005. Leaf optical responses to light and soil nutrient availability in temperate deciduous trees. *American Journal of Botany* 92(2): 214-223.

- Banuelos M.J. i Obeso J.R. 2003. Maternal provisioning, sibling rivalry and seed mass variability in the dioecious shrub *Rhamnus alpinus*. *Evolutionary Ecology* 17: 19-31.
- Bell D.L. i Sultan S.E. 1999. Dynamic phenotypic plasticity for root growth in *Polygonum*: a comparative study. *American Journal of Botany* 86(6): 807-819.
- Bell G. i Reboud X. 1997. Experimental evolution in *Chlamydomonas* II. Genetic variation in strongly contrasted environments. *Heredity* 78: 498-506.
- Biere A. 1991. Parental effects in *Lychnis flos-cuculi*. I: Seed size, germination and seedling performance i a controlled environment. *Journal of Evolutionary Biology* 3: 447-465.
- Birch C.J., Vos J., Kiniry J., Bos H.J. i Elings 1998. Phyllochron responds to acclimation to temperature and irradiance in maize. *Field Crops Research* 59: 187-200.
- Bjorkman O. 1980. Responses to different quantum flux densities. U Encyclopedia of plant physiology (Ed. Pirson A. i Zimmerman M.H.), 12A, 57-107. Springer, New York.
- Booth D.T. 1990. Seedbed ecolgy of winterfat: effects of mother-plant transpiration, wind stress, and nutrition on seedling vigor. *Journal of range management* 43(1): 20-24.
- Box G.E.P., Hunter W.G. i Hunter I.S. 1978. *Statistics for experimenters: an introduction to design, data analysis, and model building*. Wiley, New York.
- Bradshaw A.D. (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13: 115-155.
- Brawn J.D. 1991. Environmental effects on variation and covariation in reproductive traits of Western Bluebirds. *Oecologia* 86: 193-201.
- Brownlee C. 2001. The long and the short of stomatal density signals. *Trends in Plant Science* 6(10): 441-442.

- Cao K. i Booth E.W. 2001. Leaf anatomical structure and photosynthetic induction for seedlings of five dipterocarp species under contrasting light conditions in a Bornean heath forest. *Journal of Tropical Ecology* 17: 163-175.
- Causin H.F. 2004. Responses to shading in *Chenopodium album*: the effect of the maternal environment and the N source supplied. *Canadian Journal of Botany* 82: 1371-1381.
- Causin H.F. i Wulff R.D. 2003. Changes in the responses to light quality during ontogeny in *Chenopodium album*. *Canadian Journal of Botany* 81(2): 152-163.
- Charmantier A. i Garant D. Environmental quality and evolutionary potential: lessons from wild populations. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 272:1415-1425.
- Chazdon R.L i Kaufmann S. 1993. Plasticity of leaf anatomy of two rain forest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation. *Functional Ecology* 7: 385-394.
- Chen H.Y.H. i Klinka K. 1997. Light availability and photosynthesis of *Pseudotsuga menziesii* seedlings grown in the open and in the forest understory. *Tree Physiology* 17: 23-29.
- Cheplick G.P. 1995. Genotypic variation and plasticity of clonal growth in relation to nutrient availability in *Amphibromus scabrivalis*. *Journal of Ecology* 83: 459-468.
- Cheplick G.P. 2003. Evolutionary significance of genotypic variation in developmental reaction norms for a perennial grass under competitive stress. *Evolutionary Ecology* 17: 175-196.
- Cheverud J.M. 1984. Evolution by kin selection: A quantitative genetic model illustrated by maternal performance in mice. *Evolution* 38(4): 766-777.
- Cheverud J.M. 1989. A comparative analysis of morphological variation patterns in the papionins. *Evolution* 43: 1737-1747.

- Clerget B., Dingkuhn M., Goze E., Rattunde H.F.W. i Ney B. 2008. Variability of Phyllochron, Plastochron and Rate of Increase in Height in Photoperiod-sensitive *Sorghum* varieties. *Annals of Botany* 101: 579-594.
- Cockerham C.C i Weir B.S. 1977. Quadratic analyses of reciprocal crosses. *Biometrics* 33: 187-203.
- Coleman J.S., McConnaughay D.M. i Ackerly D.D. 1994. Interpreting phenotypic variation in plants. *Trends in Ecology and Evolution* 9(5): 187-191.
- Cookson S.J. i Granier C. 2006. A dynamis analysis of the Shade-induced Plasticity in *Arabidopsis thaliana* Rosette Leaf Development Reveals New Components of the Shade-adaptive Response. *Annals of Botany* 97: 443-452.
- Cooper C.S. i MacDonald P.W. 1970. Energetics of early seedling growth in corn (*Zea mays* L.). *Crop Science* 10:136-139.
- Cowley D.E. i Atchley W.R. 1992. Quantitative genetic models for development, epigenetic selection, and phenotypic evolution. *Evolution* 46(2): 495-518.
- Dong M. 1995. Morphological responses to local light conditions in clonal herbs from contrasting habitats, and their modifications due to physiological integration. *Oecologia* 101: 282-288.
- Donohue K. 1998. Maternal determinants of seed dispersal in *Cakile edentula*: fruit, plant, and site traits. *Ecology* 79(8): 2771-2788.
- Donohue K. i Schmitt J. 1998. Maternal environmental effects: Adaptive plasticity? U *Maternal effects as adaptations* (Ed. Mousseau T.A. i Fox C.W.), 137-158. Oxford University Press.
- Donohue K., Messiqua D., Pyle H.E., Heschel S.M. i Schmitt J. 2000. Evidence of adaptive divergence in plasticity: density- and site-dependent selection on shade-avoidance responses in *Impatiens capensis*. *Evolution* 54: 1956-1968.

- Dormling I. i Johnsen Ø . 1992. Effects of the parental environment on full-sib families of *Pinus sylvestris*. *Canadian Journal of Forest Research* 22: 88-100.
- Dudley S.A. i Schmitt J. 1996. Genetic differentiation in morphological responses to simulated foliage shade between populations of *Impatiens capensis* from open and woodland sites. *Functional Ecology* 9: 655-666.
- Edwards K.J.R. i Emara Y.A. 1970. Variation in plant development within a population of *Lolium multiflorum*. *Heredity* 25: 179-194.
- Etterson J.R i Galloway L.F. 2002. The influence of light on paternal plants in *Campanula americana* (campanulaceae): pollen characteristics and offspring traits. *American Journal of Botany* 89 (12): 1899-1906.
- Evans G.C. 1972. *The quantitative analysis of plant growth. Studies in ecology*, 1. Oxford: Blackwell.
- Evans J.R. i Poorter H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment* 24: 755-767.
- Evenari M. 1984. Seed physiology: from ovule to maturing seed. *The Botanical Review* 50: 143-170.
- Falconer D.S. 1952. The problem of environment and selection. *American Naturalist*. 86: 293-298.
- Falconer D. S. 1965. Maternal effects and selection response. *Genetics today: proceedings of the XI international congress of genetics*. Vol. 3. Pergamon, Oxford.
- Falconer D.S. 1981. *Introduction to Quantitative Genetics*, 2nd. ed. Longman, London.
- Falconer D.S. 1990. Selection in different environments: effects on environmental sensitivity (reaction norms) and on mean performance. *Genetical Research Camb.* 56: 57-70.

- Fernandez G.C.J. 1992. Residual Analysis and Data transformations: Important Tools in Statistical Analysis. *Hort Science* 27(4): 297-300.
- Fitter A.H. i Hay R.K.M. 1981. *Environmental physiology of plants*. Academic Press, London.
- Fox C.W., Nilsson J.A. i Mousseau T.A. 1997. The ecology of diet expansion in a seed-feeding beetle: Pre-existing variation, rapid adaptation and maternal effects? *Evolutionary Ecology* 11: 183-194.
- Freixes S. , Thibaud M.C., Tardieu F. i Muller B. 2002. Root elongation and branching is related to lokal hexose concentration in *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Plant, Cell and Environment* 25: 1357-1366.
- Fry J.D. 1992. The Mixed-model analysis of variance applied to quantitative genetics: biological meaning of the parameters. *Evolution* 46: 540-550.
- Galloway L.F. 2001. The effect of maternal and paternal environments on seed characters in the herbaceous plant *Campanula americana* (Campanulaceae). *American Journal of Botany* 88(5): 832-840.
- Gay A.P. i Hurd R.G. 1975. The influence of light on stomatal density in the tomato. *New Phytologist* 75(1):37-46.
- Gebhardt M.D. i Stearns S.C. 1993. Phenotypic plasticity for life history traits in *Drosophila melanogaster*. I. Effect on phenotypic and environmental correlations. *Journal of Evolutionary Biology*. 6: 1-16.
- Gedroc J.J., McConnaughay K.D.M. i Coleman J.S. 1996. Plasticity in root/shoot partitioning: optimal, ontogenetic , or both? *Functional Ecology* 10: 44-50.
- Gianoli E. i Gonzalez-Teuber M. 2005. Effect of support availability, mother plant genotype and maternal support environment on the twining vine *Ipomoea purpurea*. *Plant Ecology* 179: 231-235.

- Giesel J.T. 1988. Effects of parental photoperiod on development time and density sensitivity of progeny in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 42(6): 1348-1350.
- Grant L., Daughtry C.S.T. i Vanderbilt V.C. 1993. Polarized and specular reflectance variation with leaf surface features. *Physiologia Plantarum* 88(1): 1-9.
- Griffen L.R., Wilczek A.M. i Bazzaz F.A. 2004. UV-B affects within-seed biomass allocation and chemical provisioning. *New Phytologist* 162: 167-171.
- Hanba Y.T., Kogami H. i Terashima I. 2002. The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. *Plant, Cell and Environment* 25: 1021-1030.
- Harding J., Huang H., Byrne T. i Huang N. 1990. Quantitative analysis of correlations among flower traits in *Gerbera hybrida* Compositae. Genetics and environmental correlations. *Theoretical & Applied Genetics* 80: 559-563.
- Hebert D., Faure S. i Olivieri I. 1994. Genetic, phenotypic, and environmental correlations in black medic, *Medicago lupulina* L., grown in three different environments. *Theoretical and Applied Genetics* 88: 604-613.
- Hikosaka K. 2005. Leaf canopy as a Dynamic System: Ecophysiology and optimality in leaf turnover. *Annals of Botany* 95: 521-533.
- Hiscox J.D. i Israelstam G.F. 1979. A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. *Canadian Journal of Botany* 57: 1332-1334.
- Houle D. 1992. Comparing evolvability and variability of quantitative traits. *Genetics* 130(1): 195-204.
- Hovenden M.J. i Vander Schoor J.K. 2006. The response of leaf morphology to irradiance depends on altitude of origin in *Nothofagus cunninghamii*. *New Phytologist* 169: 291-297.

- Huber H., Lukacs S. i Watson M.A. 1999. Spatial structure of stoloniferous herbs: an interplay between structural blue-print, ontogeny and phenotypic plasticity. *Plant Ecology* 141: 107-115.
- Jones C.S. 1995. Does shade prolong juvenile development? A morphological analysis of leaf shape changes in *Cucurbita argyrosperma* subsp. *sororia* (Cucurbitaceae). *American Journal of Botany* 82: 346-359.
- Jones A.G., Arnold S.J. i Borger R. 2003. Stability of the G-matrix in a population experiencing pleiotropic mutation, stabilizing selection, and genetic drift. *Evolution* 57: 1747-1760.
- Jordan G.J, Dillon R.A. i Weston P.H. 2005. Solar radiation as a factor in the evolution of scleromorphic leaf anatomy in Proteaceae. *American Journal of Botany* 92(5): 789-796.
- Jurik T.W., Chabot J.F. i Chabot B.F. 1979. Ontogeny of Photosynthetic Performance in *Fragaria virginiana* under Changin Light Regimes. *Plant Physiology* 63: 542-547.
- Kennedy P.G., Hausmann N.J. i Wenk E.H. 2004. The importance of seed reserves for seedling performance: an integrated approach using morphological, physiological, and stable isotope techniques. *Oecologia* 141: 547-554.
- Kirkpatrick M. i Lande R. 1989. The Evolution of maternal characters. *Evolution* 43 (3): 485-503.
- Komers P.E. 1997. Behavioural plasticity in variable environments. *Canadian Journal of Zoology* 75: 161-169.
- Köhlein F. 1981. *Iris*. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Lacey E.P. 1991. Parental effects on life-history traits in plants. In *The Unity of Evolutionary Biology*, ICSEB Proceedings (Ed. Dudley E.C.), 735-744. Dioscorides Press, Portland.

- Lacey E.P. 1996. Parental effects in *Plantago lanceolata* L. I.: A growth chamber experiment to examine pre- and postzygotic temperature effects. *Evolution* 50(2): 865-878.
- Lacey E.P. 1998. What is an adaptive environmentally induced parental effect? U *Maternal effects as adaptations* (Ed. Mousseau T.A. i Fox C.W.), 54-66. Oxford University Press.
- Lacey E.P., Smith S. i Case A.L. 1997. Parental effects on seed mass: seed coat but not embryo/endosperm effects. *American Journal of Botany* 84(11): 1617-1620.
- Lake J.A., 2001. Signals from mature to new leaves. *Nature* 411: 154.
- Lande R. 1980. Genetic variation and phenotypic evolution during allopatric speciation. *American Naturalist* 116: 463-479.
- Lande R. i Arnold S.J. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37(6): 1210-1226.
- Lande R. i Kirkpatrick M. 1990. Selection response in traits with maternal inheritance. *Genetical Research* 55:189-197.
- Leakey A.D.B., Scholes J.D. i Press M.C. 2004. Physiological and ecological significance of sunflecks for dipterocarp seedlings. *Journal of Experimental Botany*. 56: 469-482.
- Lee D.W., Baskaran K., Mansor M., MohamadH. i Yap S.K. 1996. Irradiance and spectral quality affect asian tropical rain forest tree seedling development. *Ecology* 77(2): 568-580.
- Lee D.W., Oberbauer S.F., Johnson P., Krishnapilay B., Mansor M., Mohamad H. i Yap S.K. 2000. Effects of irradiance and spectral quality on leaf structure and function in seedlings of two Southeast Asian *Hopea* (Dipterocarpaceae) species. *American Journal of Botany* 87(4): 447-455.

- Lei T.T., Tabuchi R., Kitao M. i Koike T. 1996. Functional relationship between chlorophyll content and leaf reflectance, and light-capturing efficiency of Japanese forest species. *Physiologia Plantarum* 96: 411-418.
- Leubner-Metzger G. 2002. Seed after-ripening and over-expression of class I β -1,3-glucanase confer maternal effects on tobacco testa rupture and dormancy release. *Planta* 215: 959-968.
- Lin C. 2000. Plant blue-light receptors. *Trends in Plant Science* 5(8): 337-342.
- Lopez G.A., Potts B.M., Vaillancourt R.E. i Apiolaza L.A. 2003. Maternal and carryover effects on early growth of *Eucalyptus globulus*. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 2108-2115.
- Lortie C. i Aarssen L.W. 1996. The specialization hypothesis for phenotypic plasticity in plants. *International Journal of Plant Science* 157: 484-487.
- Lu Z., Percy R.G., Qualset C.O. i Zeiger E. 1998. Stomatal conductance predicts yields in irrigated Pima cotton and bread wheat grown at high temperatures. *Journal of Experimental Botany* 49: 453-460.
- Lusk C.H. 2004. Leaf area and growth of juvenile temperate evergreens in low light: species of contrasting shade tolerance change rank during ontogeny. *Functional Ecology* 18: 820-828.
- Mather K. 1949. Biometrical genetics. Methuen, London.
- Mazer S.J i Delesalle V. 1996a. Floral trait variation in *Spergularia marina* (Caryophyllaceae): ontogenetic, maternal family, and population effects. *Heredity* 77: 269-281.
- Mazer S.J i Delesalle V. 1996b. Temporal instability of genetic components of floral trait variation: Maternal family and population effects in *Spergularia marina* (Caryophyllaceae). *Evolution* 50(6): 2509-2515.

- Mazer S.J. i Gorchov D.L. 1996. Parental effects on progeny phenotype in plants: Distinguishing genetic and environmental causes. *Evolution* 50: 44-53.
- Mazer S.J. 1987. The quantitative genetics of life history and fitness components in *Raphanus raphanistrum* L. (Brassicaceae): Ecological and evolutionary consequences of seed-weight variation *American Naturalist* 130(6): 891-914.
- Mazer S.J. i Schick C.T. 1991a. Constancy of population parameters for life-history and floral traits in *Raphanus sativus* L. I. Norms of reaction and the nature of genotype by environment interactions. *Heredity* 67:143-156.
- Mazer S.J. i Schick C.T. 1991b. Constancy of population parameters for life-history and floral traits in *Raphanus sativus* L. II. Effects of planting density on phenotype and heritability estimates. *Evolution* 45(8): 1888-1907.
- Mc Donald M.S. 2003. Photosynthesis – Physiological and Environmental Factors. U *Photobiology of Higher Plants*, 113-147. John Wiley & Sons, England.
- McConnaughay K.D.M. i Coleman J.S. 1998. Can plants track changes in nutrient availability via changes in biomass partitioning? *Plant and Soil* 202: 201-209.
- Meziane D. i Shipley B. 2001. Direct and indirect relationship between specific leaf area, leaf nitrogen and leaf gas exchange. Effects of irradiance and nutrient supply. *Annals of Botany* 88: 915-927.
- Morelli G. i Ruberti I. 2002. Light and shade in the photocontrol of *Arabidopsis* growth. *Trends in Plant Science* 7(9): 399-404.
- Mousel H., Jager E. i Weinert E. 1956. Vergleichende chorologie der zentraleuropaischen flora. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Mousseau T.A. i Fox C.W. 1998. The adaptive significance of maternal effects. *Trends in Ecology and Evolution* 13(10): 403-407.

- Munir J., Dorn L.A., Donohue K. i Schmitt J. 2001. The effect of maternal photoperiod on seasonal dormancy in *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 88(7): 1240-1249.
- Murchie E.H. i Horton P. 1997. Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: chlorophyll content, photosynthetic capacity and habitat preference. *Plant, Cell and Environment* 20: 438-448.
- Murchie E.H., Hubbart S., Peng S. i Horton P. 2005. Acclimation of photosynthesis to high irradiance in rice: gene expression and interactions with leaf development. *Journal of Experimental Botany* 56: 449-460.
- Nadeau J.A. i Sack F.D. 2002. Control of stomatal distribution on the *Arabidopsis* leaf surface. *Science* 296: 1697-1700.
- Nicotra A.B., Chazdon R.L. i Schlichting C.D. 1997. Patterns of genotypic variation and phenotypic plasticity of light response in two tropical *Piper* (Piperaceae) species. *American Journal of Botany* 84: 1542-1552.
- Niinemets U. 1997. Role of foliar nitrogen in light harvesting and shade tolerance of four temperate deciduous woody species. *Functional Ecology* 11:518-531.
- Niinemets U. 1999. Energy requirement for foliage formation is not constant along canopy light gradients in temperate deciduous trees. *New Phytologist* 141: 459-470.
- Niinemets U. i Kuul O. 1998. Stoichiometry of foliar carbon constituents varies along light gradient in temperate woody canopies: implications for foliage morphological plasticity. *Tree Physiology* 18: 467-479.
- Niinemets U., Kull K. i Tenhunen J.D. 1998. An analysis of light effects on foliar morphology, physiology and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Tree Physiology* 18: 681-696.
- Oguchi R., Hikosaka K. i Hirose T. 2003. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy. *Plant, Cell and Environment* 26: 505-512.

- Oguchi R., Hikosaka K. i Hirose T. 2005. Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation: differential responses in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduous trees. *Plant, Cell and Environment* 28: 916-927.
- Pasche M., Bernasconi G. i Bernhard S. 2003. Population size and identity influence the reaction norm of the rare, endemic plant *Cochlearia bavarica* across a gradient of environmental stress. *Evolution* 57(3): 496-508.
- Pazourek J. 1970. The effect of irradiance on stomatal frequency in leaves of *Iris holandica* hort., var. Wedgwood. *Biologia Plantarum* 12: 208-215.
- Pemac D. i Tucić B. 1998. Reaction norms of juvenile traits to light intensity in *Iris pumila* (Iridaceae): a comparison of populations from exposed and shaded habitats. *Plant Systematics and Evolution* 209: 159-176.
- Pigliucci M. 1997. Ontogenetic phenotypic plasticity during the reproductive phase in *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 84(8): 887-895.
- Pigliucci M. 2001. *Phenotypic Plasticity. Beyond Nature and Nurture*. John Hopkins University Press, Baltimore.
- Pigliucci M. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology and Evolution* 20(9): 481-486.
- Pigliucci M. i Schlichting C.D. 1995. Ontogenetic reaction norms in *Lobelia siphilitica* (Lobeliaceae): Response to shading. *Ecology* 76(7): 2134-2144.
- Pigliucci M., Diiorio P. i Schlichting C.D. 1997. Phenotypic plasticity of growth trajectories in two species of *Lobelia* in response to nutrient availability. *Journal of Ecology* 85: 265-276.
- Pigliucci M., Schlichting C.D., Jones C.S. i Schwenk K. 1996. Developmental Reaction Norms: the Interactions among Allometry, Ontogeny and Plasticity. *Plant Species Biology* 11: 69-85.

- Pigliucci M., Whitton J. i Schlichting C.D. 1995. Reaction norms of *Arabidopsis*. I. Plasticity of character and correlations across water, nutrient and light gradients. *Journal of Evolutionary Biology* 8: 421-438.
- Platenkamp G.A.J i Shaw R.G. 1993. Environmental and genetic maternal effects on seed characters in *Nemophila menziesii*. *Evolution* 47(2): 540-555.
- Poorter H. i van der Werf A. 1998. Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? A review of herbaceous species. U *Inherent Variation in Plant Growth. Physiological Mechanisms and Ecological Consequences*. (Ed. Lambers H. i Van Vuuren M.M.I.), 309-336. Backhuys, Leiden.
- Poorter H. i Villar R. 1997. The Fate of Acquired Carbon in Plants: Chemical composition and Construction Costs. U *Plant Resource Allocation* (Ed. Bazzaz F.A. i Grace J.), 83-96. Oxford University Press.
- Poorter H., Pepin S., Rijkers T., de Jong Y., Evans J.R. i Korner C. 2006. Construction costs, chemical composition and payback time of high- and low-irradiance leaves. *Journal of Experimental Botany* 57(2): 355-371.
- Poorter L. 1999. Growth responses of 15 rain forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology* 13: 396-410.
- Poorter L. 2001. Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. *Functional Ecology* 15: 113-123.
- Preuss D. 1999. Chromatin silencing and *Arabidopsis* development: A role for Polycomb proteins. *The Plant Cell* 11: 765-767.
- Randolph L.F. 1955. The geographic distribution of European and eastern Mediterranean species of bearded iris. *The Iris Yearbook*: 35-46.
- Rasanen K. i Kruuk L.E.B. 2007. Maternal effects and evolution at ecological time-scales. *Functional Ecology* 21: 408-421.

- Rawson H.M. 1993. Radiation effects on rate of development in wheat grown under different photoperiods and high and low temperatures. *Australian Journal of Plant Physiology* 20: 719-727.
- Rice W.R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43: 223-225.
- Riska B. 1985. Group size factors and geographic variation of morphometric correlation. *Evolution* 39: 792-803.
- Roach D.A. 1986. Life history variation in *Geranium carolinianum*. 1. Covariation between characters at different stages of the life cycle. *The American Naturalist* 128(1): 47-57.
- Roach D.A. i Wulff R.D. 1987. Maternal effects in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 209-235.
- Roff D.A. 1992. *The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*. Chapman & Hall, New York..
- Roff D.A. 1998. The detection and measurement of maternal effects. U *Maternal effects as adaptations* (Ed. Mousseau T.A. i Fox C.W.), 83-96. Oxford University Press.
- Roff D. 2000. The evolution of the G matrix: selection or drift? *Heredity* 84: 135-142.
- Roff D.A. i Mousseau T.A. 1999. Does selection alter genetic architecture? An evaluation of quantitative genetic variation among populations of *Allonemobius socius* and *A.fasciatus*. *Journal of Evolutionary Biology* 12: 361-369.
- Rolf F.J. 1989. *NTSYS-pc Numerical taxonomy and multivariate analysis system, Version 1.50*. Exeter Publishing, LTD., New York.
- Rossiter M.C. 1996. Incidence and consequences of inherited environmental effects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 451-476.
- Rossiter M.C. 1998. The role of environmental variation in maternal effects expression. U *Maternal Effects as Adaptations* (ed. Mousseau T.A. i Fox C.W.). Oxford Univ. Press. New York.

- Sachs T. 2002. Consequences of the inherent developmental plasticity of organ and tissue relations. *Evolutionary Ecology* 16: 243–265.
- Salisbury F.B i Ross C.W. 1992. *Plant Physiology*, 4th edn. Wadsworth, Belmont.
- SAS Institute Inc. 1989. *SAS/STAT user's guide, Vol. 2, version 6, 4th edition*, SAS Institute, Cary, N.C.
- Scheiner S.M. 1993. Genetics and Evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 35-68.
- Scheiner S.M. i Lyman R.F. 1989. The genetics of phenotypic plasticity. I Heritability. *Journal of Evolutionary Biology* 2: 95-107.
- Schlichting C.D i Pigliucci M. 1995. Gene regulation, quantitative genetics, and the evolution of reaction norms. *Evolutionary Ecology* 9: 154-168.
- Schlichting C.D i Pigliucci M. 1998. *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective*, Sinauer Associates Inc.
- Schlichting C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 667-693.
- Schlichting C.D. 1989a. Phenotypic plasticity in Phlox. II Plasticity of character correlations. *Oecologia* 78: 496-501.
- Schlichting C.D. 1989b. Phenotypic integration and environmental change. *BioScience* 39(7): 460-464.
- Schlichting C.D. i Smith H. 2002. Phenotypic plasticity: linking molecular mechanisms with evolutionary outcomes. *Evolutionary ecology* 16: 189-211.
- Schmitt J. i Antonovics J. 1986. Experimental studies of the evolutionary significance of sexual reproduction. III. Maternal and paternal effects during seedling establishment. *Evolution* 40(4): 817-829.
- Schmitt J. i Wulff R.D. 1993. Light spectral quality, phytochrome and plant competition. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 47-50.

- Schmitt J., Niles J. i Wulff R.D. 1992. Norms of reaction of seed traits to maternal environments in *Plantago lanceolata*. *The American Naturalist* 139: 451-466.
- Schmitt J., Niles J. i Wulff R.D. 1992. Norms of reaction of seed traits to maternal environments in *Plantago lanceolata*. *American Naturalist* 139: 451-466.
- Shaw R.G i Platenkamp G.A.J. 1993. Quantitative genetics of responses to competitors in *Nemophila menziesii*: a greenhouse study. *Evolution* 47: 801-812.
- Shipley B. 2000. Plasticity in relative growth rate and its components following a change in irradiance. *Plant Cell Environment* 23: 1207-1216.
- Shipley B. i Keddy P.A. 1988. The relationship between relative growth rate and sensitivity to nutrient stress in twenty-eight species of emergent macrophytes. *Journal of Ecology* 76: 1101-1110.
- Shipley B., Vile D., Garnier E., Wright I.J. i Poorter H. 2005. Functional linkages between leaf traits and net photosynthetic rate: reconciling empirical and mechanistic models. *Functional Ecology* 19: 602-615.
- Simons A.M. i Roff D.A. 1994. The effect of environmental variability on the heritabilities of traits of a field cricket. *Evolution* 48(5): 1637-1649.
- Sinervo B., Calsbeek R., Comendant T., Both C., Adamopoulou C. i Clobert J. 2006. Genetic and maternal determinants of effective dispersal: the effect of sire genotype and size at birth in side-blotched lizards. *American Naturalist* 168(1): 88-99.
- Slafer G.A. 1995. Wheat development as affected by radiation at two temperatures. *Journal of Agronomy and Crop Science* 175: 249-263.
- Smith H. i Whitelam G.C. 1997. The shade avoidance syndrome: multiple responses mediated by multiple phytochromes. *Plant, Cell and Environment* 20: 844-849.

- Smith J., Dudley S. i Pigliucci M. 1999. Manipulative approaches to testing adaptive plasticity: phytochrome-mediated shade avoidance responses in plants. *The American Naturalist* 154: 43-54.
- Springer P.S., Holding D.R., Groover A., Yordan C. i Martienssen R.A. 2000. The essential Mcm7 protein PROLIFERA is localized to the nucleus of dividing cells during the G1 phase and is required maternally for early *Arabidopsis* development. *Development* 127: 1815-1822.
- Stearns S., de Jong G., and Newman B. 1991. The effects of phenotypic plasticity on genetic correlations. *Trends in Ecology and Evolution* 6(4): 122-126.
- Stearns S.C. i Kawecki T.J. 1994. Fitness sensitivity and the canalisation of life history traits. *Evolution* 48: 1438-1450.
- Stratton D.A. 1989. Competition prolongs expression of maternal effects in seedlings of *Erigeron annuus* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 76(11): 1646-1653.
- Sultan S.E. 1987: Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. *Evolutionary Biology* 21: 127-176.
- Sultan S.E. 1995. Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica* 44: 363–383.
- Sultan S.E. 1996. Phenotypic plasticity for offspring traits in *Polygonum persicaria*. *Ecology* 77(6): 1791-1807.
- Sultan S.E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function, and life-history. *Trends in Plants Science* 5: 537–542.
- Sultan S.E. 2003. Phenotypic plasticity in plants: a case in ecological development. *Evolution and Development*. 5: 25–33.
- Sultan S.E. i Bazzaz F.A. 1993. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. I. Diversity and uniformity in genotypic norms of reaction to light. *Evolution* 47: 1009-1031.

- Susko D.J. i Lovett-Doust L. 2000. Patterns of seed mass variation and their effects on seedling traits in *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 87(1): 56-66.
- Tucić B. 1998. Parental effects on the offspring phenotype in plants. *Archives of biological sciences* 50(3): 131-143.
- Tucić B. i Avramov S. 1994. Kvantitativna genetika juvenilnih osobina kod *Iris pumila*: materinski efekti. Prvi kongres genetičara Srbije. Vrnjačka Banja, 8-11.6.1994. Apstrakti, str. 199.
- Tucić B. i Avramov S. 1996. Maternal effects on early juvenile traits in *Iris pumila* (Iridaceae). *Plant Systematics and Evolution* 201: 179-197.
- Tucić B., Milojković S., Tarasjev A. i Vujčić S. 1989. The influence of climatic factors on clonal diversity in a population of *Iris pumila*. *Oikos* 56: 115-120.
- Tucić B., Milojković S., Vujčić S. i Tarasjev A. 1988. Clonal diversity and dispersion in *Iris pumila*. *Acta Oecologia/Oecologia Plantarum* 9: 211-219.
- Tucić B., Tarasjev A. i Vujčić S. 1990. The quantitative genetics of seedling traits in a natural population of *Picea omorica*. *Archives of Biological Sciences* 42(3-4): 195-206.
- Tucić B., Tomić V., Avramov S. i Pemac D. 1998. Testing the adaptive plasticity of *Iris pumila* leaf traits to natural light conditions using phenotypic selection analysis. *Acta Oecologica* 19(6): 473-481.
- Tucić B., Pemac D., Stojković B. i Avramov S. 1999. Coping with environmental changes in *Iris pumila*: a pilot experiment. *Archives of Biological Sciences* 51: 137-148.
- Tucić B., Dučić J. i Pemac D. 2006. Phenotypic responses to early signals of neighbour proximity in *Picea omorika*, a pioneer conifer tree. *Basic and Applied Ecology* 7: 443-454.

- Valladares F. i Pearcy R.W. 1998. The functional ecology of shoot architecture in sun and shade plants of *Heteromeles arbutifolia* M. Roem., a Californian chaparral shrub. *Oecologia* 114: 1-10.
- Van Tienderen P.H. 1990. Morphological variation in *Plantago lanceolata*: Limits of plasticity. *Evolutionary trends in Plants* 4: 35-43.
- Via S. 1984. The quantitative genetics of polyphagy in an insect herbivore. II. Genetic correlations in larval performance within and among host plants. *Evolution* 38: 896-905.
- Via S. 1987. Genetic constraints on the evolution of phenotypic plasticity. *Genetic Constraints on adaptive evolution*. Springer-Verlag.
- Via S. 1993. Adaptive phenotypic plasticity: target or a byproduct of selection in variable environment?. *American Naturalist* 142(2): 352-365.
- Via S. i Lande R. 1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution* 39: 505-522.
- Via S. i Lande R. 1987. Evolution of genetic variability in spatially variable environment: effects of genotype-environment interaction. *Genetical Research* 49: 147-156.
- Villar R. i Merino H. 2001. Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. *New Phytologist* 151: 213-226.
- Vincent G. 2006. Leaf life span plasticity in tropical seedlings grown under contrasting light regimes. *Annals of Botany* 97: 245-255.
- von Ende C.N. 1993. Repeated-Measures Analysis: Growth and Other Time-Dependent Measures. U *The Design and Analysis of Ecological Experiments* (Ed. Scheiner S.M. i Gurevitch J.), 113-137. Oxford University Press.
- Wade M.J. 1998. The evolutionary genetics of maternal effects. U *Maternal effects as adaptations* (Ed. Mousseau T.A. i Fox C.W.), 5-21. Oxford University Press.

- Wait D.E. i Levin D.A. 1993. Phenotypic integration and plastic correlations in *Phlox drummondii* (Polemoniaceae). *American Journal of Botany* 80: 1224-1233.
- Wait D.E. i Levin D.A. 1998. Genetic and phenotypic correlations in plants: a botanical test of Cheverud's conjecture. *Heredity* 80(3): 310-319.
- Walters M.B., Kruger E.L. i Reich P.B. 1993. Relative growth rate in relation to physiological and morphological traits for northern hardwood tree seedlings: species, light environment and ontogenetic considerations. *Oecologia* 96: 219-231.
- Waser N.M., Shaw R.G. i Price M.V. 1995. Seed set and seed mass in *Ipomopsis aggregata*: variance partitioning and inferences about postpollination selection. *Evolution* 49(1): 80-88.
- Watson R.W., Geber M.A. i Jones C.S. 1995. Ontogenetic contingency and the expression of plant plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 474-475.
- Weiner J., Martinez S., Muller-Scharer H., Stoll P. i Schmid B. 1997. How important are environmental maternal effects in plants? A study with *Centaurea maculosa*. *Journal of Ecology* 85: 133-142.
- Weis A.E., Hollenbach H.G. i Abrahamson W.G. 1987. Genetic and maternal effects on seedling Characters of *Solidago altissima* (Compositae). *American Journal of Botany* 74: 1476-1486.
- West-Eberhard M.J. 1989. Phenotypic plasticity and the origin of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 249-278.
- Wettberg E.J. i Schmitt J. 2005. Physiological mechanism of population differentiation in shade-avoidance responses between woodland and clearing genotypes of *Impatiens capensis*. *American Journal of Botany* 92(5): 868-874.
- Wild A. i Wolf G. 1980. The effect of different light intensities on the frequency and size of stomata, the size of cells, the number, size and chlorophyll content of chloroplasts

- in the mesophyll and the guard cells during the ontogeny of primary leaves of *Sinapis alba*. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*. 97: 25-342.
- Willis J.H., Coyne J.A. i Kirkpatrick M. 1991. Can one predict the evolution of quantitative characters without genetics? *Evolution* 45(2): 441-444.
- Wilson A.J. i Reale D. 2006. Ontogeny of Additive and maternal genetic effects: Lessons from domestic mammals. *The American Naturalist* 167(1): E23-E38.
- Winn A.A. i Evans A.A. 1991. Variation among populations of *Prunella vulgaris* L. in plastic responses to light. *Functional ecology* 5: 562-571.
- Witkowski E.T.F. i Lamont B.B. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia* 88: 486-493.
- Wolf J.B. 2000. Gene interactions from maternal effects. *Evolution* 54(6): 1882-1898.
- Wulff R.D. 1986. Seed size variation in *Desmodium paniculatum* II. Effects on seedling growth and physiological performance. *Journal of ecology* 74: 99-114.
- Wulff R.D. Causin H.F., Benitez O. i Bacalini P.A. 1999. Intraspecific variability and maternal effects in the response to nutrient addition in *Chenopodium album*. *Canadian Journal of Botany* 77: 1150-1158.
- Zar J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, New Jersey.

Tabela 1. Veličina uzorka (N), srednja vrednost (\bar{X}), standardna greška srednje vrednosti (SE) i koeficijent varijacije (CV%) za 48 osobina klijanaca *Iris pumila* iz populacije “Dina” i populacije “Šuma” gajenih pod tri svetlosna intenziteta: visokim ($110 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$), srednjim ($65 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$) i niskim ($25 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$), u kontrolisanim laboratorijskim uslovima.

Osobina	Visok intenzitet svetlosti							
	Dina				Šuma			
	N	\bar{X}	SE	CV%	N	\bar{X}	SE	CV%
Seed mass	158	0.18	0.004	26.4	77	0.19	0.004	18.7
Merene od klijanja do 18. dana								
Germination date	127	17.76	0.446	28.3	73	15.63	0.652	35.7
Phyllochron1	127	5.45	0.244	50.5	73	5.46	0.131	20.5
Phyllochron2	126	5.83	0.096	18.4	73	5.96	0.114	16.4
Seedling mass	126	0.12	0.003	28.3	73	0.12	0.003	25.9
Shoot length	126	41.12	0.780	21.3	73	39.71	0.940	20.2
Root length	126	76.32	1.918	28.2	73	76.70	2.140	23.8
Leaf number	126	2.67	0.042	17.7	73	2.63	0.057	18.5
Root number	126	2.08	0.033	17.8	73	2.03	0.039	16.4
Used seed mass	126	0.97	0.001	0.5	73	0.97	0.001	0.5
Shoot to root ratio	126	0.57	0.015	29.8	73	0.54	0.017	27.4
Leaf number to Root number ratio	126	1.31	0.027	23.2	73	1.34	0.046	29.2

Tabela 1. Nastavak

Osobina	Visok intenzitet svetlosti							
	Dina				Šuma			
	N	\bar{X}	SE	CV%	N	\bar{X}	SE	CV%
Uzastopno merena u dvonedeljnim intervalima								
Leaf number 2wk	116	3.61	0.047	14.0	73	3.84	0.045	9.7
Leaf number 4wk	124	4.52	0.055	13.7	73	4.69	0.062	10.7
Leaf number 6wk	121	5.35	0.063	12.9	73	5.40	0.060	9.1
Leaf number 8wk	119	6.23	0.072	12.6	73	6.25	0.071	9.3
Leaf number 10wk	120	6.99	0.081	12.6	73	7.13	0.074	8.6
Leaf number 12wk	123	7.61	0.069	10.0	73	7.75	0.051	5.6
Shoot length 2wk	126	62.88	1.148	20.5	73	61.89	1.350	18.6
Shoot length 4wk	126	77.97	1.333	19.2	73	78.08	1.420	15.5
Shoot length 6wk	126	90.25	1.486	18.5	73	91.18	1.729	16.2
Shoot length 8wk	126	102.05	1.631	17.9	73	97.70	1.777	15.5
Shoot length 10wk	126	114.86	1.997	19.5	73	107.40	1.911	15.2
Shoot length 12wk	126	128.78	2.105	18.3	73	123.31	2.222	15.4
Leaf width 2wk	126	4.03	0.057	16.0	73	4.23	0.072	14.5
Leaf width 4wk	126	4.48	0.063	15.9	73	4.77	0.069	12.4
Leaf width 6wk	126	4.96	0.077	17.6	73	5.23	0.093	15.1

Tabela 1. Nastavak.

Osobina	Visok intenzitet svetlosti							
	Dina				Šuma			
	N	\bar{X}	SE	CV%	N	\bar{X}	SE	CV%
Leaf width 8wk	126	5.75	0.087	17.0	73	5.75	0.105	15.5
Leaf width 10wk	126	6.81	0.105	17.4	73	7.04	0.122	14.9
Leaf width 12wk	126	7.82	0.102	14.7	73	8.04	0.144	15.3
Leaf area 2wk	126	255.18	6.040	26.6	73	264.09	8.182	26.5
Leaf area 4wk	126	350.84	8.224	26.3	73	373.82	9.640	22.0
Leaf area 6wk	126	449.64	10.39	25.9	73	479.56	13.83	24.6
Leaf area 8wk	126	593.27	15.07	28.5	73	565.47	16.44	24.8
Leaf area 10wk	126	790.86	21.15	30.0	73	763.36	22.01	24.6
Leaf area 12wk	126	1012.80	23.36	25.9	73	999.26	28.24	24.1
Merena na biljkama starim 6 meseci								
Leaf number	126	6.64	0.089	15.0	73	6.73	0.112	14.3
Longest leaf length	126	113.30	1.929	19.1	73	121.49	2.147	15.1
Longest leaf width	126	9.36	0.112	13.5	73	9.90	0.156	13.5
Total leaf area	126	7118.65	198.8	31.3	73	8129.96	261.2	27.4
Specific leaf area	126	121.41	2.323	21.5	73	125.01	2.560	17.5
Stomatal density	126	683.04	13.99	23.0	73	706.30	16.21	19.6
Leaf thickness	111	561.22	6.940	13.0	65	562.45	8.934	12.8

Tabela 1. Nastavak.

Osobina	Visok intenzitet svetlosti							
	Dina				Šuma			
	N	\bar{X}	SE	CV%	N	\bar{X}	SE	CV%
Wasel band number	111	38.78	0.616	16.7	65	40.40	0.851	17.0
Sclerenchime thickness	111	675.89	9.242	14.4	65	672.01	8.805	10.6
Cuticle thickness	111	61.09	1.075	18.5	65	229.87	3.653	12.8
Total chlorophyle content	37	23.62	0.409	10.5	27	22.47	0.511	11.8
Chlorophyle AB ratio	37	1.95	0.105	32.9	27	1.90	0.081	22.1

Tabela 1. Nastavak

Osobina	Srednji intenzitet svetlosti							
	Dina				Šuma			
	N	\bar{X}	SE	CV%	N	\bar{X}	SE	CV%
Seed mass	163	0.18	0.004	28.6	80	0.19	0.004	18.6
Merene od klijanja do 18. dana								
Germination date	138	16.41	0.427	30.5	67	14.16	0.470	27.2
Phyllochron1	136	5.80	0.098	19.8	67	5.25	0.173	26.5
Phyllochron2	136	7.04	0.113	18.7	66	6.85	0.153	18.1
Seedling mass	136	0.09	0.003	32.7	65	0.10	0.003	27.6
Shoot length	136	41.95	0.884	24.6	66	44.63	1.227	22.5
Root length	136	69.55	1.638	27.5	67	71.63	1.932	22.1
Leaf number	136	2.28	0.037	19.7	67	2.24	0.052	19.2
Root number	136	1.87	0.033	20.4	67	2.03	0.042	17.1
Used seed mass	136	0.97	0.001	0.8	67	0.97	0.001	0.5
Shoot to root ratio	136	0.57	0.021	37.5	67	0.64	0.018	22.7
Leaf number to Root number ratio	136	1.31	0.034	31.7	67	1.15	0.049	35.3

Tabela 1. Nastavak.

Osobina	Srednji intenzitet svetlosti							
	Dina				Šuma			
	N	\bar{X}	SE	CV%	N	\bar{X}	SE	CV%
Uzastopno merena u dvonedeljnim intervalima								
Leaf number 2wk	126	3.31	0.041	14.0	67	3.41	0.080	17.5
Leaf number 4wk	130	4.35	0.046	12.1	67	4.51	0.091	15.2
Leaf number 6wk	127	5.21	0.049	10.7	67	5.32	0.099	14.5
Leaf number 8wk	123	5.94	0.056	10.4	67	6.05	0.112	14.4
Leaf number 10wk	129	6.77	0.063	10.5	67	6.85	0.130	14.9
Leaf number 12wk	133	7.41	0.054	8.5	67	7.54	0.127	13.2
Shoot length 2wk	137	71.14	1.473	24.2	67	73.00	1.859	20.8
Shoot length 4wk	137	99.18	1.626	19.2	67	98.33	2.282	19.0
Shoot length 6wk	137	114.30	1.754	18.0	67	114.33	2.555	18.3
Shoot length 8wk	137	121.79	1.801	17.3	67	121.24	2.695	18.2
Shoot length 10wk	137	131.14	2.056	18.3	67	129.45	2.557	16.2
Shoot length 12wk	137	145.04	2.370	19.1	67	143.60	2.644	15.1
Leaf width 2wk	137	3.60	0.068	22.2	67	3.72	0.087	19.2
Leaf width 4wk	137	4.14	0.072	20.6	67	4.30	0.095	18.1
Leaf width 6wk	137	4.69	0.075	18.8	67	4.88	0.096	16.2

Tabela 1. Nastavak.

Osobina	Srednji intenzitet svetlosti							
	Dina				Šuma			
	N	\bar{X}	SE	CV%	N	\bar{X}	SE	CV%
Leaf width 8wk	137	5.20	0.083	18.6	67	5.46	0.107	16.0
Leaf width 10wk	137	6.15	0.100	19.0	67	6.54	0.137	17.1
Leaf width 12wk	137	7.20	0.103	16.8	67	7.51	0.151	16.5
Leaf area 2wk	137	259.96	7.857	35.4	67	275.36	11.199	33.3
Leaf area 4wk	137	414.12	10.125	28.6	67	426.58	15.704	30.1
Leaf area 6wk	137	539.04	12.370	26.9	67	560.10	17.550	25.6
Leaf area 8wk	137	638.40	14.829	27.2	67	667.94	22.818	28.0
Leaf area 10wk	137	815.77	19.600	28.1	67	853.78	28.392	27.2
Leaf area 12wk	137	1054.10	23.903	26.5	67	1090.66	34.969	26.2
Merena na biljkama starim 6 meseci								
Leaf number	135	7.63	0.112	17.0	67	8.09	0.157	15.9
Longest leaf length	136	156.68	2.290	17.0	67	162.94	2.411	12.1
Longest leaf width	136	9.41	0.129	16.0	67	9.58	0.213	18.2
Total leaf area	135	11436.81	327.99	33.3	67	12673.75	413.07	26.7
Specific leaf area	136	155.45	2.366	17.7	67	161.41	3.328	16.9
Stomatal density	136	536.43	10.628	23.1	67	568.59	10.929	15.7
Leaf thickness	121	554.52	6.276	12.4	66	533.14	8.487	12.9

Tabela 1. Nastavak.

Osobina	Srednji intenzitet svetlosti							
	Dina				Šuma			
	N	\bar{X}	SE	CV%	N	\bar{X}	SE	CV%
Wasel band number	121	37.55	0.667	19.5	66	38.47	0.963	20.3
Sclerenchime thickness	121	648.3	7.105	12.0	66	637.4	11.66	14.9
Cuticle thickness	121	51.65	1.030	21.9	66	49.14	1.401	23.2
Total chlorophyle content	41	23.22	0.573	15.8	26	22.42	0.614	14.0
Chlorophyle AB ratio	41	1.80	0.060	21.4	26	1.98	0.100	25.8

Tabela 1. Nastavak

Osobina	Nizak intenzitet svetlosti							
	Dina				Šuma			
	N	\bar{X}	SE	CV%	N	\bar{X}	SE	CV%
Seed mass	169	0.17	0.004	32.4	84	0.19	0.004	20.9
Merene od klijanja do 18. dana								
Germination date	122	15.36	0.354	25.4	67	12.67	0.338	21.8
Phyllochron1	122	6.311	0.237	41.5	67	5.34	0.150	22.9
Phyllochron2	122	7.33	0.124	18.7	67	7.28	0.129	14.5
Seedling mass	122	0.08	0.003	33.7	67	0.10	0.003	22.2
Shoot length	122	41.97	1.076	28.3	67	48.00	1.220	20.9
Root length	122	61.54	1.837	33.0	67	72.27	1.990	22.5
Leaf number	122	2.04	0.024	13.2	67	2.07	0.032	12.8
Root number	122	1.87	0.033	19.4	67	1.92	0.039	16.5
Used seed mass	122	0.97	0.0005	0.7	67	0.97	0.0005	0.5
Shoot to root ratio	122	0.72	0.021	31.8	67	0.69	0.020	24.0
Leaf number to Root number ratio	122	1.15	0.031	29.8	67	1.12	0.037	27.0

Tabela 1. Nastavak.

Osobina	Nizak intenzitet svetlosti							
	Dina				Šuma			
	N	\bar{X}	SE	CV%	N	\bar{X}	SE	CV%
Uzastopno merena u dvonedeljnim intervalima								
Leaf number 2wk	113	3.09	0.039	13.8	67	3.06	0.031	8.0
Leaf number 4wk	115	4.25	0.047	12.0	67	4.21	0.057	10.7
Leaf number 6wk	117	5.03	0.055	11.9	67	5.07	0.050	8.0
Leaf number 8wk	118	5.84	0.059	11.0	67	5.87	0.064	8.5
Leaf number 10wk	117	6.58	0.066	10.8	67	6.71	0.077	9.1
Leaf number 12wk	119	7.19	0.066	10.0	67	7.45	0.073	7.9
Shoot length 2wk	122	72.44	1.820	27.7	67	75.28	1.818	19.8
Shoot length 4wk	122	104.34	2.245	23.8	67	102.95	2.385	19.0
Shoot length 6wk	122	126.43	2.392	20.9	67	123.16	2.653	17.6
Shoot length 8wk	122	135.54	2.475	20.2	67	131.10	2.762	17.2
Shoot length 10wk	122	141.55	2.582	20.1	67	136.24	2.875	17.3
Shoot length 12wk	122	148.78	2.713	20.1	67	145.18	3.102	17.5
Leaf width 2wk	122	3.16	0.065	22.7	67	3.39	0.082	19.9
Leaf width 4wk	122	3.65	0.070	21.1	67	4.01	0.101	20.6
Leaf width 6wk	122	4.27	0.078	20.2	67	4.54	0.103	18.5

Tabela 1. Nastavak.

Osobina	Nizak intenzitet svetlosti							
	Dina				Šuma			
	N	\bar{X}	SE	CV%	N	\bar{X}	SE	CV%
Leaf width 8wk	122	4.68	0.080	18.9	67	5.06	0.124	20.0
Leaf width 10wk	122	5.45	0.095	19.3	67	5.98	0.139	19.0
Leaf width 12wk	122	6.36	0.104	18.1	67	6.92	0.170	20.2
Leaf area 2wk	122	233.70	8.092	38.2	67	258.67	9.735	30.8
Leaf area 4wk	122	385.15	11.640	33.4	67	419.25	15.759	30.8
Leaf area 6wk	122	545.87	15.500	31.4	67	566.40	20.147	29.1
Leaf area 8wk	122	640.04	17.007	29.3	67	676.30	26.766	32.4
Leaf area 10wk	122	781.75	21.505	30.4	67	828.16	30.638	30.3
Leaf area 12wk	122	958.06	26.190	30.2	67	1023.99	40.253	32.2
Merena na biljkama starim 6 meseci								
Leaf number	122	8.48	0.106	13.8	67	8.97	0.136	12.4
Longest leaf length	122	183.76	2.897	17.4	67	176.00	3.954	18.4
Longest leaf width	122	8.42	0.150	19.7	67	8.40	0.257	25.0
Total leaf area	122	13259.10	383.130	31.9	67	13387.03	581.712	35.6
Specific leaf area	122	185.25	3.168	18.9	67	193.17	4.380	18.6
Stomatal density	122	492.83	8.963	20.1	67	477.79	12.869	22.0
Leaf thickness	107	518.63	6.493	12.9	61	515.37	8.142	12.3

Tabela 1. Nastavak.

Osobina	Nizak intenzitet svetlosti							
	Dina				Šuma			
	N	\bar{X}	SE	CV%	N	\bar{X}	SE	CV%
Wasel band number	107	35.45	0.785	22.9	61	35.40	1.211	26.7
Sclerenchime thickness	107	610.79	6.750	11.4	61	608.09	18.415	23.6
Cuticle thickness	107	47.00	0.934	20.6	61	45.37	1.318	22.7
Total chlorophyle content	38	23.04	0.496	13.3	34	21.36	0.618	16.9
Chlorophyle AB ratio	38	1.97	0.081	25.3	34	2.26	0.110	28.5

Tabela 2. Hijerarhijska analiza kovarijanse 11 osobina klijanaca *Iris pumila* merenih od klijanja semena do starosti od 18 dana gajenih pod tri svetlosna intenziteta u kontrolisanim laboratorijskim uslovima. Masa semena je u modelu korišćena kao kovarijabla.

Izvor varijabilnosti	Germination date			
	df	MS	F	P
Seed mass	1	134.39	8.71	0.0033
Blok	3	7.41	0.48	0.6962
Tretman (T)	2	196.73	11.54	0.0001
Populacija (P)	1	634.13	6.80	0.0143
Familija (F) ((F(P)))	26	124.95	7.08	0.0001
T x P	2	0.22	0.01	0.9869
T x F(P)	52	17.73	1.15	0.2284
Greška	506	15.43		
Izvor varijabilnosti	Phyllochron1			
	df	MS	F	P
Seed mass	1	0.03	0.30	0.5857
Blok	3	0.14	1.53	0.2058
Tretman (T)	2	0.23	2.55	0.0824
Populacija (P)	1	0.88	5.43	0.0252
Familija (F) ((F(P)))	26	0.19	2.18	0.0074
T x P	2	0.30	3.38	0.0378
T x F(P)	52	0.09	0.92	0.6388
Greška	502	0.09		
Izvor varijabilnosti	Phyllochron2			
	df	MS	F	P
Seed mass	1	1.18	27.06	0.0001
Blok	3	0.45	10.32	0.0001
Tretman (T)	2	2.74	58.34	0.0001
Populacija (P)	1	0.002	0.02	0.8976
Familija (F) ((F(P)))	26	0.12	2.50	0.0021
T x P	2	0.03	0.57	0.5698
T x F(P)	52	0.05	1.11	0.2843
Greška	502	0.04		

Tabela 2. Nastavak

Seedling mass				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Seed mass	1	0.15	96.00	0.0001
Blok	3	0.01	6.83	0.0002
Tretman (T)	2	0.05	28.16	0.0001
Populacija (P)	1	0.01	1.80	0.1898
Familija (F) ((F(P))	26	0.01	4.56	0.0001
T x P	2	0.002	1.35	0.2650
T x F(P)	52	0.002	1.17	0.2013
Greška	503	0.001		
Shoot length				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Seed mass	1	1148.76	14.33	0.0002
Blok	3	324.43	4.05	0.0073
Tretman (T)	2	825.95	7.88	0.0007
Populacija (P)	1	279.55	0.86	0.3599
Familija (F) ((F(P))	26	415.37	3.67	0.0001
T x P	2	250.54	2.39	0.0981
T x F(P)	52	114.50	1.43	0.0307
Greška	503	80.14		
Root length				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Seed mass	1	1849.13	5.38	0.0208
Blok	3	389.84	1.13	0.3349
Tretman (T)	2	3593.26	10.26	0.0001
Populacija (P)	1	1665.07	2.65	0.1124
Familija (F) ((F(P))	26	736.32	2.09	0.1070
T x P	2	1720.77	4.91	0.0093
T x F(P)	52	352.83	1.03	0.4280
Greška	503	343.84		

Tabela 2. Nastavak

Izvor varijabilnosti	Leaf number			
	df	MS	F	P
Seed mass	1	0.23	17.71	0.0001
Blok	3	0.06	4.30	0.0052
Tretman (T)	2	1.29	65.43	0.0001
Populacija (P)	1	0.005	0.11	0.7390
Familija (F) ((F(P)))	26	0.05	2.46	0.0026
T x P	2	0.0001	0.01	0.9938
T x F(P)	52	0.02	1.68	0.0028
Greška	503	0.01		
Izvor varijabilnosti	Root number			
	df	MS	F	P
Seed mass	1	0.99	9.58	0.0021
Blok	3	0.43	4.18	0.0061
Tretman (T)	2	0.88	5.57	0.0055
Populacija (P)	1	0.53	2.31	0.1376
Familija (F) ((F(P)))	26	0.28	1.58	0.0766
T x P	2	0.49	3.09	0.0513
T x F(P)	52	0.18	1.72	0.0020
Greška	503	0.10		
Izvor varijabilnosti	Used seed mass			
	df	MS	F	P
Seed mass	1	0.0001	2.78	0.0962
Blok	3	0.0001	4.09	0.0070
Tretman (T)	2	0.0001	3.20	0.0417
Populacija (P)	1	0.0004	4.20	0.0408
Familija (F) ((F(P)))	26	0.0001	3.28	0.0001
T x P	2	0.00004	1.49	0.2268
T x F(P)	52	0.00004	1.34	0.0621
Greška	503	0.00003		

Tabela 2. Nastavak

Izvor varijabilnosti	Shoot to Root ratio			
	df	MS	F	P
Seed mass	1	0.001	0.06	0.8004
Blok	3	0.05	4.11	0.0067
Tretman (T)	2	0.36	26.23	0.0001
Populacija (P)	1	0.03	1.45	0.2364
Familija (F) ((F(P))	26	0.02	1.74	0.0426
T x P	2	0.02	1.65	0.1973
T x F(P)	52	0.01	1.16	0.2140
Greška	503	0.01		
Izvor varijabilnosti	Leaf number to Root number ratio			
	df	MS	F	P
Seed mass	1	0.005	0.14	0.7081
Blok	3	0.04	1.12	0.3420
Tretman (T)	2	0.60	11.35	0.0001
Populacija (P)	1	0.09	1.85	0.1811
Familija (F) ((F(P))	26	0.05	0.89	0.6147
T x P	2	0.09	1.72	0.1865
T x F(P)	52	0.06	1.65	0.0038
Greška	503	0.04		

Tabela 3. Scheffe-ov test multipnog poredjenja srednjih vrednosti 11 osobina klijanaca *Iris pumila* merenih od klijanja semena do 18. dana ispoljenih pod tri svetlosna tretmana, za ceo uzorak, kao i odvojeno za populaciju Dina i Šuma. Srednje vrednosti tretmana (visok, srednji i nizak) koje se značajno statistički razlikuju ($P < 0.05$) su prikazane različitim slovima.

Osobina	Ceo uzorak			Dina			Šuma		
	Visok	Srednji	Nizak	Visok	Srednji	Nizak	Visok	Srednji	Nizak
Germination date	A	B	C	A	B	B	A	AB	B
Phyllochron1	A	AB	B	A	AB	B	A	A	A
Phyllochron2	A	B	C	A	B	B	A	B	B
Seedling mass	A	B	C	A	B	C	A	B	B
Shoot lenth	A	B	B	A	A	A	A	B	B
Root length	A	B	C	A	B	C	A	A	A
Leaf number	A	B	C	A	B	C	A	B	B
Root number	A	B	B	A	B	B	A	A	A
Used seed mass	A	A	A	A	A	A	A	A	A
Shoot to root ratio	A	B	C	A	B	C	A	B	B
Leaf number to root number ratio	A	B	B	A	B	C	A	B	B

Tabela 4. Komponente fenotipske varijanse za 11 osobina klijanaca *Iris pumila* praćene od klijanja semena do starosti od 18 dana. V_B - varijansa izmedju blokova, V_T - varijansa izmedju tretmana, V_P - varijansa izmedju populacija, V_F - varijansa izmedju potomaka različitih materinskih familija (F(P)), $V_{P \times T}$ - varijansa interakcije P x T, $V_{F(P) \times T}$ - varijansa interakcije F(P) x T, V_E - rezidualna (error) varijansa, V_{Tot} - ukupna fenotipska varijansa. Prikazan je procentualni udeo svake komponente varijanse. Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 1.

Osobina	Komponente fenotipske varijanse														
	V_B	%	V_T	%	V_P	%	$V_{F(P)}$	%	$V_{P \times T}$	%	$V_{F(P) \times T}$	%	V_E	%	V_{Tot}
GD	0.000	0.0	1.488	5.9	2.516	9.9	5.415	21.4	0.000	0.0	0.370	1.5	15.52	61.3	25.309
Ph1	2×10^{-4}	0.2	0.000	0.0	0.003	2.8	0.005	4.7	0.004	3.8	0.000	0.0	0.093	88.4	0.105
Ph2	0.003	4.0	0.021	28.0	0.000	0.0	0.005	6.7	0.000	0.0	0.001	1.3	0.045	60.0	0.075
SM18	1×10^{-4}	3.1	3×10^{-4}	9.4	5×10^{-5}	1.6	6×10^{-4}	18.9	1×10^{-4}	3.1	3×10^{-5}	0.9	0.002	62.9	0.003
ShL18	1.696	1.6	2.175	2.0	0.000	0.0	12.654	11.7	4.115	3.8	4.021	3.7	83.155	77.1	107.816
RL18	0.000	0.0	16.886	4.2	1.728	0.4	21.256	5.3	11.743	2.9	3.333	0.8	345.566	86.3	400.512
LN18	4×10^{-4}	1.6	0.009	35.4	0.000	0.0	0.002	7.9	0.000	0.0	0.001	3.9	0.013	51.2	0.025
RN18	0.003	2.1	0.004	2.8	4×10^{-4}	0.3	0.013	9.3	0.004	2.8	0.010	7.1	0.106	75.5	0.140
USM	1×10^{-6}	2.6	0.000	0.0	1×10^{-6}	2.6	5×10^{-6}	13.0	4×10^{-7}	1.0	1×10^{-6}	2.6	3×10^{-5}	78.1	4×10^{-5}
SR18	2×10^{-4}	1.3	0.002	13.1	0.000	0.0	5×10^{-4}	3.3	0.000	0.0	3×10^{-4}	2.0	0.012	80.4	0.015
LNRN18	1×10^{-4}	0.2	0.004	9.2	1×10^{-4}	0.2	0.000	0.0	2×10^{-4}	0.5	0.003	6.9	0.036	82.9	0.043

Tabela 5A. Hijerarhijska analiza kovarijanse 11 osobina klijanaca *Iris pumila* merenih od klijanja semena do 18 dana starosti poreklom iz populacije Dina, gajenih pod tri različita svetlosna intenziteta u kontrolisanim laboratorijskim uslovima. Masa semena je u modelu korišćena kao kovarijabla. Podvučene vrednosti verovatnoće interakcije T*F su one koje ostaju statistički značajne posle standardizacije podataka, tj. izjednačavanja varijansi ($\bar{X}=0$, SD=1).

Izvor varijabilnosti	Germinaton date			
	df	MS	F	P
Seed mass	1	114.57	7.28	0.0073
Blok	3	9.10	0.58	0.6296
Tretman (T)	2	125.42	7.93	0.0011
Familija (F)	12	212.25	13.40	0.0001
T*F	24	15.85	1.01	0.4555
Error	344	15.73		
Izvor varijabilnosti	Phyllochron1			
	df	MS	F	P
Seed mass	1	0.06	0.55	0.4606
Blok	3	0.19	1.76	0.1539
Tretman (T)	2	0.64	6.48	0.0032
Familija (F)	12	0.29	3.05	0.0077
T*F	24	0.09	0.85	0.6659
Error	342	0.11		
Izvor varijabilnosti	Phyllochron2			
	df	MS	F	P
Seed mass	1	0.90	21.59	0.0001
Blok	3	0.50	11.93	0.0001
Tretman (T)	2	2.07	39.08	0.0001
Familija (F)	12	0.20	3.59	0.0030
T*F	24	0.06	1.36	0.1223
Error	341	0.04		

Tabela 5A. Nastavak.

Izvor varijabilnosti	Seedling mass			
	df	MS	F	P
Seed mass	1	0.14	77.91	0.0001
Blok	3	0.01	5.33	0.0013
Tretman (T)	2	0.05	23.77	0.0001
Familija (F)	12	0.01	7.04	0.0001
T*F	24	0.002	1.24	0.2062
Error	341	0.002		
Izvor varijabilnosti	Shoot length			
	df	MS	F	P
Seed mass	1	1033	12.34	0.0005
Blok	3	283.58	3.39	0.0184
Tretman (T)	2	130.53	1.36	0.2689
Familija (F)	12	743.26	7.45	0.0001
T*F	24	100.69	1.20	0.2364
Error	341	83.75		
Izvor varijabilnosti	Root length			
	df	MS	F	P
Seed mass	1	2177	5.77	0.0169
Blok	3	276.38	0.73	0.5335
Tretman (T)	2	5967	13.58	0.0001
Familija (F)	12	1221	2.67	0.0173
T*F	24	461.71	1.22	0.2182
Error	341	377.56		
Izvor varijabilnosti	Leaf number			
	df	MS	F	P
Seed mass	1	0.17	13.73	0.0002
Blok	3	0.06	4.64	0.0034
Tretman (T)	2	0.85	35.36	0.0001
Familija (F)	12	0.08	2.78	0.0147
T*F	24	0.03	2.29	<u>0.0007</u>
Error	341	0.01		

Tabela 5A. Nastavak.

Izvor varijabilnosti	Root number			
	df	MS	F	P
Seed mass	1	1.01	9.63	0.0021
Blok	3	0.25	2.41	0.0671
Tretman (T)	2	1.55	7.88	0.0016
Familija (F)	12	0.50	2.26	0.0410
T*F	24	0.23	2.19	<u>0.0013</u>
Error	341	0.10		
Izvor varijabilnosti	Used seed mass			
	df	MS	F	P
Seed mass	1	0.0001	4.18	0.0415
Blok	3	0.0001	3.65	0.0129
Tretman (T)	2	0.0001	2.60	0.0883
Familija (F)	12	0.0002	2.58	0.0213
T*F	24	0.0001	1.77	<u>0.0153</u>
Error	341	0.00004		
Izvor varijabilnosti	Shoot to Root ratio			
	df	MS	F	P
Seed mass	1	4.7x10 ⁻⁶	0.00	0.9854
Blok	3	0.05	3.75	0.0113
Tretman (T)	2	0.31	16.24	0.0001
Familija (F)	12	0.04	1.98	0.0703
T*F	24	0.02	1.51	0.0599
Error	341	0.01		
Izvor varijabilnosti	Leaf number to Root number ratio			
	df	MS	F	P
Seed mass	1	0.0002	0.01	0.9372
Blok	3	0.04	1.10	0.3543
Tretman (T)	2	0.22	3.51	0.0417
Familija (F)	12	0.06	0.80	0.6452
T*F	24	0.07	2.12	<u>0.0020</u>
Error	341	0.03		

Tabela 5B. Hijerarhijska analiza kovarijanse 11 osobina klijanaca *Iris pumila* merenih od klijanja semena do 18 dana starosti poreklom iz populacije Šuma, gajenih pod tri različita svetlosna intenziteta u kontrolisanim laboratorijskim uslovima. Masa semena je u modelu korišćena kao kovarijabla. Podvučene vrednosti verovatnoće interakcije T*F su one koje ostaju statistički značajne posle standardizacije podataka, tj. izjednačavanja varijansi ($\bar{X}=0$, SD=1).

Izvor varijabilnosti	Germination date			
	df	MS	F	P
Seed mass	1	15.24	1.02	0.3146
Blok	3	7.85	0.52	0.6664
Tretman (T)	2	79.64	4.30	0.0203
Familija (F)	14	34.31	1.80	0.0849
T*F	28	19.41	1.30	0.1624
Error	158	14.98		
Izvor varijabilnosti	Phyllochron1			
	df	MS	F	P
Seed mass	1	0.03	0.55	0.4583
Blok	3	0.002	0.04	0.9901
Tretman (T)	2	0.03	0.39	0.6793
Familija (F)	14	0.11	1.31	0.2553
T*F	28	0.08	1.35	0.1294
Error	156	0.06		
Izvor varijabilnosti	Phyllochron2			
	df	MS	F	P
Seed mass	1	0.23	5.02	0.0265
Blok	3	0.03	0.62	0.6029
Tretman (T)	2	0.96	22.96	0.0001
Familija (F)	14	0.04	0.98	0.4948
T*F	28	0.04	0.88	0.6381
Error	157	0.05		

Tabela 5B. Nastavak.

Seedling mass				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Seed mass	1	0.02	13.04	0.0004
Blok	3	0.002	1.65	0.1795
Tretman (T)	2	0.01	7.65	0.0016
Familija (F)	14	0.003	1.71	0.1040
T*F	28	0.002	1.27	0.1806
Error	158	0.001		
Shoot length				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Seed mass	1	106.44	1.44	0.2322
Blok	3	54.59	0.74	0.5310
Tretman (T)	2	793.44	6.82	0.0031
Familija (F)	14	112.01	0.92	0.5501
T*F	28	125.66	1.70	<u>0.0228</u>
Error	158	74.01		
Root length				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Seed mass	1	4.12	0.01	0.9025
Blok	3	352.01	1.29	0.2809
Tretman (T)	2	451.60	1.68	0.1979
Familija (F)	14	339.15	1.27	0.2781
T*F	28	266.90	0.98	0.5067
Error	158	273.56		
Leaf number				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Seed mass	1	0.06	4.15	0.0423
Blok	3	0.01	0.56	0.6443
Tretman (T)	2	0.51	31.13	0.0001
Familija (F)	14	0.03	1.90	0.0649
T*F	28	0.02	1.11	0.3353
Error	158	0.01		

Tabela 5B. Nastavak.

Root number				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Seed mass	1	0.03	0.31	0.5762
Blok	3	0.19	1.82	0.1464
Tretman (T)	2	0.17	1.31	0.2819
Familija (F)	14	0.08	0.61	0.8384
T*F	28	0.13	1.30	0.1578
Error	158	0.10		
Used seed mass				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Seed mass	1	0.00002	1.42	0.2356
Blok	3	0.00001	0.61	0.6120
Tretman (T)	2	0.00003	1.30	0.2848
Familija (F)	14	0.0001	4.80	0.0001
T*F	28	0.00002	1.25	0.1960
Error	158	0.00002		
Shoot to Root ratio				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Seed mass	1	0.002	0.28	0.5987
Blok	3	0.01	1.40	0.2440
Tretman (T)	2	0.11	12.68	0.0001
Familija (F)	14	0.01	1.15	0.3568
T*F	28	0.01	0.94	0.5535
Error	158	0.01		
Leaf number to Root number ratio				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Seed mass	1	0.04	1.02	0.3135
Blok	3	0.02	0.43	0.7328
Tretman (T)	2	0.41	9.54	0.0004
Familija (F)	14	0.05	1.08	0.4077
T*F	28	0.04	1.19	0.2529
Error	158	0.04		

Tabela 6. Komponente fenotipske varijanse za 11 osobina klijanaca *Iris pumila* praćene od klijanja semena do starosti od 18 dana poreklom iz dve populacije (Dina i Šuma) gajenih pod tri različita svetlosna intenziteta (H-visok, M-srednji, L-nizak) u kontrolisanim laboratorijskim uslovima. V_B - varijansa izmedju blokova, V_F - varijansa izmedju potomaka različitih materinskih familija (F), V_E - rezidualna (error) varijansa, V_{Tot} – ukupna fenotipska varijansa. Prikazan je procentualni udeo svake komponente varijanse. Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 1.

		Komponente fenotipske varijanse													
		Populacija Dina							Populacija Šuma						
Osobina		V_B	%	V_F	%	V_E	%	V_{Tot}	V_B	%	V_F	%	V_E	%	V_{Tot}
GD	H	0.000	0.0	11.514	40.9	16.608	59.1	28.122	0.000	0.0	5.939	19.2	24.977	80.8	30.916
	M	0.000	0.0	4.641	18.2	20.921	81.8	25.562	0.000	0.0	2.000	13.4	12.961	86.6	14.961
	L	0.145	0.9	6.171	38.4	9.766	60.7	16.082	0.000	0.0	3.591	42.7	4.814	57.3	8.405
Ph1	H	0.003	2.0	0.002	1.3	0.144	96.6	0.149	0.000	0.0	0.013	22.8	0.044	77.2	0.057
	M	0.004	7.3	0.001	1.8	0.050	90.9	0.055	0.000	0.0	0.002	2.5	0.077	97.5	0.079
	L	0.000	0.0	0.01	6.8	0.136	93.1	0.146	0.000	0.0	0.011	15.7	0.059	84.3	0.07
Ph2	H	0.004	7.5	0.007	13.2	0.042	79.2	0.053	3×10^{-6}	0.0	0.004	10.3	0.035	89.7	0.039
	M	0.007	11.3	0.012	19.3	0.043	69.3	0.062	4×10^{-4}	0.7	0.000	0.0	0.055	99.3	0.055
	L	0.005	7.1	0.016	22.9	0.049	70.0	0.07	0.000	0.0	0.000	0.0	0.043	100.0	0.043
SM18	H	0.000	0.0	0.001	33.3	0.002	66.7	0.003	0.000	0.0	2×10^{-4}	9.1	0.002	90.9	0.002
	M	4×10^{-4}	11.8	0.001	29.4	0.002	58.8	0.003	4×10^{-5}	2.4	0.001	36.6	0.001	61.0	0.002
	L	0.000	0.0	5×10^{-4}	20.0	0.002	80.0	0.002	1×10^{-4}	6.7	4×10^{-4}	26.7	0.001	66.7	0.001
ShL18	H	0.000	0.0	18.549	23.6	60.073	76.4	78.622	0.000	0.0	7.710	11.9	56.912	88.1	64.622
	M	16.951	15.2	12.736	11.4	81.635	73.3	111.322	0.000	0.0	12.000	11.8	89.409	88.2	101.409
	L	0.000	0.0	35.559	24.1	111.797	75.9	147.356	0.000	0.0	28.480	27.6	74.750	72.4	103.230

Tabela 6. Nastavak.

Osobina		Komponente varijanse													
		Dinska populacija							Šumska populacija						
		V _B	%	V _F	%	V _E	%	V _{Tot}	V _B	%	V _F	%	V _E	%	V _{Tot}
RL18	H	0.000	0.0	11.506	2.5	453.246	97.5	464.752	3.214	0.9	27.188	8.1	306.216	91.0	336.618
	M	0.000	0.0	16.451	4.5	349.531	95.5	365.982	0.000	0.0	33.119	13.2	218.386	86.8	251.505
	L	0.000	0.0	69.531	16.4	353.361	83.6	422.892	9.946	3.7	0.000	0.0	257.819	96.3	267.765
LN18	H	0.000	0.0	0.009	37.5	0.015	62.5	0.024	0.000	0.0	0.003	12.5	0.021	87.5	0.024
	M	0.002	10.5	0.003	15.8	0.014	73.7	0.019	0.000	0.0	5x10 ⁻⁴	2.7	0.018	97.3	0.018
	L	1x10 ⁻⁴	1.1	0.001	11.0	0.008	87.9	0.009	5x10 ⁻⁴	6.7	0.002	26.7	0.005	66.7	0.007
RN18	H	0.004	2.9	0.015	10.9	0.119	86.2	0.138	0.000	0.0	0.001	0.9	0.110	99.1	0.111
	M	4x10 ⁻⁵	0.0	0.053	32.3	0.111	67.7	0.164	0.000	0.0	0.016	13.2	0.105	86.8	0.121
	L	0.007	4.6	0.058	38.2	0.087	57.2	0.152	0.001	1.0	0.005	4.9	0.095	94.1	0.101
USM	H	2x10 ⁻⁷	0.7	1x10 ⁻⁵	33.1	2x10 ⁻⁵	66.2	3x10 ⁻⁵	0.000	0.0	1x10 ⁻⁵	33.3	2x10 ⁻⁵	66.7	3x10 ⁻⁵
	M	4x10 ⁻⁶	6.2	1x10 ⁻⁵	15.6	5x10 ⁻⁵	78.1	6x10 ⁻⁵	1x10 ⁻⁷	0.3	1x10 ⁻⁵	33.2	2x10 ⁻⁵	66.4	3x10 ⁻⁵
	L	0.000	0.0	1x10 ⁻⁵	25.0	3x10 ⁻⁵	75.0	4x10 ⁻⁵	0.000	0.0	1x10 ⁻⁵	50.0	1x10 ⁻⁵	50.0	2x10 ⁻⁵
SR18	H	2x10 ⁻⁴	1.8	0.000	0.0	0.011	98.2	0.011	0.0004	4.3	0.001	10.6	0.008	85.1	0.009
	M	0.001	5.6	0.002	11.1	0.015	83.3	0.018	0.000	0.0	0.000	0.0	0.008	100.0	0.008
	L	0.000	0.0	0.003	16.7	0.015	83.3	0.018	0.000	0.0	0.000	0.0	0.009	100.0	0.009
LNRN18	H	0.000	0.0	0.004	12.5	0.028	87.5	0.032	0.000	0.0	0.004	8.7	0.042	91.3	0.046
	M	0.001	2.0	0.001	2.0	0.048	96.0	0.05	0.000	0.0	0.003	6.8	0.041	93.2	0.044
	L	0.002	5.7	0.005	14.3	0.028	80.0	0.035	0.000	0.0	0.000	0.0	0.025	100.0	0.025

Tabela 7. Heritabilnost u širem smislu (%) za osobine klijanaca *Iris pumila* merenih od klijanja semena do 18 dana starosti poreklom iz dve populacije (Dina i Šuma) gajenih pod tri različita svetlosna intenziteta (visok, srednji, nizak) u kontrolisanim laboratorijskim uslovima.

Osobina	Dina			Šuma		
	Visok	Srednji	Nizak	Visok	Srednji	Nizak
Germination date	40.94	18.16	38.37	19.21	13.37	42.72
Phyllochron1	1.34	1.82	6.85	22.81	2.53	15.71
Phyllochron2	13.21	19.35	22.86	10.26	0.00	0.00
Seedling mass	33.33	29.41	20.00	9.09	36.59	26.67
Shoot length	23.59	11.44	24.13	11.93	11.83	27.59
Root length	2.48	4.50	16.44	8.08	13.17	0.00
Leaf number	37.50	15.79	10.99	12.50	2.70	26.67
Root number	10.87	32.31	38.16	0.90	13.22	4.95
Used seed mass	33.11	15.63	25.00	33.33	33.22	50.00
Shoot to root ratio	0.00	11.11	16.67	10.64	0.00	0.00
Leaf number to Root number ratio	12.50	2.00	14.29	8.70	6.82	0.00

Tabela 8. Srednja vrednost (\bar{X}) indeksa fenotipske plastičnosti (FP) i koeficijenta varijacije (CV%) fenotipske plastičnosti između familija *L.pumila* u odnosu na intenzitet svetlosti (V-visok, S-srednji i N-nizak) za 11 osobina klijanaca starih 18 dana. $FP_{V,S}$ = srednja vrednost indeksa fenotipske plastičnosti između visokog i srednjeg intenziteta svetlosti. $FP_{S,N}$ = srednja fenotipska plastičnost između srednjeg i niskog intenziteta svetlosti. $P_{\bar{X}}$ i P_{CV} predstavljaju verovatnoće razlika u srednjim vrednostima između indeksa plastičnosti i koeficijenata varijacije indeksa plastičnosti.

Osobina	Populacija Dina						Populacija Šuma					
	FP _{V,S}		FP _{S,N}		P _{\bar{X}}	P _{CV}	FP _{V,S}		FP _{S,N}		P _{\bar{X}}	P _{CV}
	\bar{X}	CV%	\bar{X}	CV%			\bar{X}	CV%	\bar{X}	CV%		
<u>Fenološke:</u>												
Germination date	9.5	88.5	8.2	74.8	NS	NS	12.3	97.7	14.8	59.3	NS	**
Phyllochron1	9.6	83.6	14.1	98.1	*	NS	17.0	114.7	36.4	204.7	**	***
Phyllochron2	32.2	148.3	7.8	80.8	***	**	15.2	50.8	10.5	77.8	*	*
Prosek grupe	17.1	106.8	10.0	84.6	**	*	14.8	87.7	20.6	113.9	*	**
<u>Morfološke:</u>												
Seedling mass	18.9	41.1	13.4	78.2	*	*	18.6	40.6	15.2	72.2	NS	*
Shoot length	9.7	67.8	9.4	81.1	NS	*	17.6	90.3	18.6	69.3	NS	NS
Root length	11.4	59.0	17.9	75.7	*	NS	13.6	65.3	14.4	76.6	NS	NS
Leaf number	15.4	53.6	8.9	72.7	*	NS	15.3	61.4	8.9	94.0	*	*
Root number	10.6	129.2	6.7	116.6	NS	NS	9.6	109.5	6.6	128.2	NS	NS
Used seed mass	4.5	103.7	6.2	64.9	NS	**	6.0	82.9	5.5	74.8	NS	NS
Shoot to root ratio	16.6	88.2	19.9	73.8	NS	NS	25.9	59.6	13.7	70.3	**	NS
Leaf number to Root number ratio	18.9	133.4	10.0	65.6	*	**	17.5	69.1	7.8	111.7	**	*
Prosek grupe	13.3	84.5	11.5	78.6	NS	NS	15.5	63.7	11.3	87.1	NS	*
Prosek populacije	15.2	95.6	10.8	81.6	NS	*	15.0	75.7	16.0	100.5	NS	*

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, **** $P < 0.0001$, NS-nije statistički značajno

Tabela 9. Fenotipske korelacije izmedju osobina klijanaca *Iris pumila* merenih od klijanja semena do starosti od 18 dana, gajenih na tri intenziteta svetlosti (visok, srednji i nizak). Iznad dijagonale prikazane su vrednosti za populaciju Dina a ispod dijagonale za populaciju Šuma. Masnim brojevima označene su statistički značajne korelacije ($P < 0.05$). Podvučeni brojevi se odnose na one koeficijente korelacije koji ostaju statistički značajni posle sekvencijalne Bonferronijeve korekcije za višestruka poredjenja ($\alpha = 0.05$). Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 1.

Visok intenzitet svetlosti											
Osobina	GD	Ph1	Ph2	SM18	ShL18	RL18	LN18	RN18	USM	SR18	LNRN18
GD		-0.04	-0.12	0.09	0.16	0.27	0.11	0.05	0.03	-0.10	0.00
Ph1	0.09		-0.03	<u>-0.48</u>	<u>-0.43</u>	-0.09	<u>-0.44</u>	-0.19	<u>-0.39</u>	-0.21	0.22
Ph2	-0.21	-0.22		<u>-0.45</u>	<u>-0.31</u>	-0.24	<u>-0.44</u>	<u>-0.35</u>	-0.21	-0.01	-0.08
SM18	0.06	<u>-0.48</u>	-0.11		<u>0.76</u>	<u>0.45</u>	<u>0.45</u>	<u>0.35</u>	<u>0.56</u>	0.11	0.10
ShL18	-0.08	<u>-0.49</u>	0.04	<u>0.69</u>		<u>0.39</u>	0.25	0.28	<u>0.64</u>	<u>0.38</u>	0.00
RL18	0.14	-0.25	-0.18	<u>0.41</u>	0.21		0.14	-0.04	<u>0.35</u>	<u>-0.63</u>	0.13
LN18	0.00	<u>-0.47</u>	-0.29	<u>0.51</u>	<u>0.39</u>	0.2		0.24	0.15	0.03	<u>0.61</u>
RN18	0.03	-0.18	0.22	0.01	-0.06	-0.15	-0.02		0.18	0.19	<u>-0.54</u>
USM	-0.03	<u>-0.52</u>	-0.04	<u>0.60</u>	<u>0.49</u>	<u>0.37</u>	<u>0.38</u>	0.25		0.16	0.00
SR18	-0.10	-0.09	0.19	0.09	<u>0.51</u>	<u>-0.69</u>	0.09	0.06	-0.01		-0.11
LNRN18	-0.07	-0.19	-0.31	0.27	0.28	0.27	<u>0.65</u>	<u>-0.68</u>	0.07	-0.03	

Tabela 9. Nastavak.

Srednji intenzitet svetlosti											
Osobina	GD	Ph1	Ph2	SM18	ShL18	RL18	LN18	RN18	USM	SR18	LNRN18
GD		-0.10	-0.19	0.25	0.25	0.17	0.09	0.06	0.19	-0.01	-0.00
Ph1	0.07		0.11	<u>-0.52</u>	<u>-0.58</u>	<u>-0.33</u>	<u>-0.34</u>	-0.12	<u>-0.49</u>	-0.07	-0.09
Ph2	-0.01	<u>-0.38</u>		<u>-0.47</u>	<u>-0.37</u>	-0.22	<u>-0.53</u>	-0.18	-0.08	0.14	-0.13
SM18	0.11	<u>-0.36</u>	-0.25		<u>0.73</u>	<u>0.46</u>	<u>0.52</u>	0.24	<u>0.40</u>	0.00	0.08
ShL18	-0.00	<u>-0.36</u>	-0.34	<u>0.79</u>		<u>0.41</u>	<u>0.38</u>	-0.02	<u>0.53</u>	0.19	0.22
RL18	0.17	-0.35	0.11	<u>0.46</u>	<u>0.44</u>		0.17	-0.14	<u>0.37</u>	<u>-0.65</u>	0.25
LN18	-0.09	-0.25	-0.28	0.35	0.35	0.12		0.23	0.25	-0.02	<u>0.38</u>
RN18	-0.12	0.23	-0.16	-0.01	-0.08	-0.20	-0.05		-0.02	0.11	<u>-0.80</u>
USM	-0.00	<u>-0.47</u>	0.06	<u>0.42</u>	<u>0.53</u>	0.30	0.33	-0.07		-0.03	0.18
SR18	-0.20	-0.05	<u>-0.38</u>	0.30	<u>0.52</u>	<u>-0.51</u>	0.17	0.10	0.23		-0.13
LNRN18	-0.01	-0.22	-0.13	0.20	0.28	0.18	<u>0.66</u>	<u>-0.68</u>	0.22	0.06	

Tabela 9. Nastavak.

Nizak intenzitet svetlosti											
Osobina	GD	Ph1	Ph2	SM18	ShL18	RL18	LN18	RN18	USM	SR18	LNRN18
GD		0.21	-0.21	0.12	0.13	0.06	-0.14	0.11	0.23	0.00	-0.20
Ph1	0.08		<u>-0.28</u>	<u>-0.37</u>	<u>-0.49</u>	<u>-0.33</u>	<u>-0.39</u>	<u>-0.29</u>	<u>-0.29</u>	-0.20	0.03
Ph2	-0.21	-0.36		<u>-0.34</u>	-0.16	-0.10	-0.13	-0.19	-0.03	0.06	0.16
SM18	0.28	-0.28	-0.16		<u>0.80</u>	<u>0.57</u>	0.19	<u>0.41</u>	<u>0.56</u>	0.07	<u>-0.33</u>
ShL18	0.05	<u>-0.48</u>	-0.21	<u>0.77</u>		<u>0.53</u>	0.19	<u>0.27</u>	<u>0.63</u>	<u>0.31</u>	-0.18
RL18	0.08	-0.12	-0.09	<u>0.60</u>	<u>0.52</u>		0.21	0.11	<u>0.45</u>	<u>-0.57</u>	-0.02
LN18	0.05	-0.27	-0.08	0.11	0.10	-0.08		0.22	-0.03	-0.04	<u>0.25</u>
RN18	0.13	-0.09	-0.07	<u>0.42</u>	<u>0.38</u>	0.16	0.25		0.03	0.11	<u>-0.86</u>
USM	-0.02	<u>-0.48</u>	0.08	0.27	<u>0.39</u>	0.23	0.06	0.15		0.10	-0.06
SR18	-0.04	-0.33	-0.02	-0.01	0.24	<u>-0.65</u>	0.15	0.14	0.10		-0.11
LNRN18	-0.11	-0.03	0.01	<u>-0.39</u>	-0.35	-0.23	0.26	<u>-0.85</u>	-0.13	-0.05	

Tabela 10. Poređenje fenotipskih, genetičkih i materinskih korelacionih matrica za 11 osobina klijanaca *I.pumila* merenih od klijanja semena do starosti od 18 dana, unutar i između svetlosnih tretmana korišćenjem Mantelovog t-testa. Verovatnoće su date u zagradama. D: populacija Dina; Š: populacija Šuma; V: visok svetlosni intenzitet; S: srednji svetlosni intenzitet N: nizak svetlosni intenzitet.

Između tretmana			r	p
Fenotipske D V	X	Fenotipske D S	0.922	(0.0005)
Fenotipske D V	X	Fenotipske D N	0.788	(0.0005)
Fenotipske D S	X	Fenotipske D N	0.718	(0.0005)
Fenotipske Š V	X	Fenotipske Š S	0.858	(0.0005)
Fenotipske Š V	X	Fenotipske Š N	0.625	(0.0005)
Fenotipske Š S	X	Fenotipske Š N	0.637	(0.0005)
Genetičke D V	X	Genetičke D S	0.389	(0.0225)
Genetičke D V	X	Genetičke D N	0.517	(0.0105)
Genetičke D S	X	Genetičke D N	0.675	(0.0015)
Genetičke Š V	X	Genetičke Š S	0.479	(0.0005)
Genetičke Š V	X	Genetičke Š N	0.444	(0.0060)
Genetičke Š S	X	Genetičke Š N	0.451	(0.0005)
Materinske D V	X	Materinske D S	0.288	(0.0440)
Materinske D V	X	Materinske D N	0.355	(0.0120)
Materinske D S	X	Materinske D N	0.363	(0.0060)
Unutar tretmana			r	p
Fenotipske D V	X	Fenotipske Š V	0.854	(0.0005)
Fenotipske D S	X	Fenotipske Š S	0.847	(0.0005)
Fenotipske D N	X	Fenotipske Š N	0.762	(0.0005)
Genetičke D V	X	Genetičke Š V	0.689	(0.0005)
Genetičke D S	X	Genetičke Š S	0.386	(0.0045)
Genetičke D N	X	Genetičke Š N	0.677	(0.0005)

Tabela 11. Genetičke korelacije između osobina klijanaca *Iris pumila* merenih od klijanja do 18 dana starosti, gajenih na tri intenziteta svetlosti (visok, srednji i nizak). Iznad dijagonale prikazane su vrednosti za populaciju Dina a ispod dijagonale za populaciju Šuma. Masnim brojevima označene su statistički značajne korelacije ($P < 0.05$). Podvučeni brojevi se odnose na one koeficijente korelacije koji ostaju statistički značajni posle sekvencijalne Bonferronijeve korekcije ($\alpha = 0.05$). Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 1.

Visok intenzitet svetlosti											
Osobina	GD	Ph1	Ph2	SM18	ShL18	RL18	LN18	RN18	USM	SR18	LNRN18
GD		-0.03	-0.43	0.49	0.59	0.75	0.44	-0.07	0.38	-0.11	0.48
Ph1	-0.01		0.08	-0.12	-0.26	-0.13	-0.15	-0.16	-0.28	-0.22	-0.12
Ph2	-0.20	-0.37		-0.68	-0.45	-0.57	<u>-0.84</u>	-0.37	-0.34	0.18	-0.77
SM18	0.51	-0.39	0.07		0.78	0.76	0.56	0.31	0.62	0.12	0.51
ShL18	0.05	-0.42	0.33	0.41		0.78	0.35	0.21	<u>0.79</u>	0.48	0.32
RL18	0.33	-0.32	-0.24	0.54	0.32		0.35	-0.08	0.60	-0.14	0.43
LN18	0.17	-0.59	-0.26	0.57	0.42	0.47		0.52	0.16	-0.07	<u>0.89</u>
RN18	0.06	-0.32	0.25	0.18	0.05	-0.03	-0.00		0.34	0.26	0.10
USM	0.01	-0.55	0.22	0.35	0.53	0.42	0.51	0.46		0.40	0.02
SR18	-0.19	-0.01	0.37	-0.16	0.50	-0.62	-0.05	-0.04	-0.02		-0.14
LNRN18	0.09	-0.33	-0.35	0.28	0.36	0.43	<u>0.76</u>	-0.61	0.13	-0.01	

Tabela 11. Nastavak.

Srednji intenzitet svetlosti											
Osobina	GD	Ph1	Ph2	SM18	ShL18	RL18	LN18	RN18	USM	SR18	LNRN18
GD		-0.35	-0.36	0.25	0.41	0.07	-0.03	0.41	-0.37	0.16	-0.49
Ph1	0.32		0.66	<u>-0.78</u>	<u>-0.83</u>	-0.49	-0.43	-0.48	0.18	-0.49	0.35
Ph2	-0.05	-0.39		-0.76	-0.47	-0.43	-0.69	<u>-0.85</u>	0.30	-0.02	0.65
SM18	0.19	-0.38	-0.18		0.60	0.64	0.42	0.68	-0.35	0.00	-0.59
ShL18	0.16	-0.29	-0.27	0.73		0.39	0.33	0.18	-0.25	0.54	-0.05
RL18	0.21	-0.32	0.03	0.45	0.51		0.04	0.24	0.09	-0.37	-0.26
LN18	-0.11	-0.17	-0.20	-0.12	-0.16	-0.21		0.51	-0.20	0.15	-0.11
RN18	-0.24	0.19	-0.46	-0.08	-0.28	-0.47	0.13		-0.22	-0.12	<u>-0.91</u>
USM	-0.12	-0.39	0.36	-0.19	0.19	-0.11	0.25	-0.23		-0.04	0.18
SR18	0.01	0.01	-0.27	0.26	0.5	-0.47	0.01	0.14	0.34		0.22
LNRN18	-0.06	-0.28	0.19	0.02	0.10	0.22	0.64	-0.63	0.25	-0.14	

Tabela 11. Nastavak.

Nizak intenzitet svetlosti											
Osobina	GD	Ph1	Ph2	SM18	ShL18	RL18	LN18	RN18	USM	SR18	LNRN18
GD		0.03	-0.61	0.60	0.66	0.63	0.18	0.36	0.53	-0.18	-0.35
Ph1	0.15		-0.29	0.08	-0.21	-0.21	-0.40	-0.24	-0.42	-0.15	0.18
Ph2	-0.14	-0.25		<u>-0.86</u>	-0.52	-0.59	-0.45	-0.57	-0.12	0.42	0.55
SM18	0.75	-0.03	-0.23		0.69	0.57	0.43	0.74	0.42	-0.15	-0.78
ShL18	0.23	-0.58	-0.02	0.66		0.63	0.20	0.37	0.61	0.27	-0.42
RL18	0.31	-0.16	0.11	0.70	0.71		0.31	0.33	0.60	-0.51	-0.29
LN18	0.06	-0.37	-0.15	0.05	0.14	-0.10		0.74	-0.02	-0.32	-0.59
RN18	0.48	-0.44	-0.08	0.72	0.66	0.55	0.42		0.13	-0.21	<u>-0.98</u>
USM	-0.05	-0.64	0.33	-0.03	0.43	0.30	0.10	0.08		0.06	-0.18
SR18	-0.10	-0.63	0.09	-0.03	0.37	-0.32	0.30	0.30	0.19		0.10
LNRN18	-0.49	0.26	-0.03	-0.73	-0.61	-0.64	0.20	<u>-0.80</u>	-0.02	-0.12	

Tabela 13. Komponente fenotipske varijanse za 11 osobina klijanaca *L.pumila* praćene od klijanja semena do starosti od 18 dana, poreklom iz populacije Dina gajenih pod tri različita svetlosna intenziteta (visok, srednji, nizak) u kontrolisanim laboratorijskim uslovima. V_B - varijansa izmedju blokova, V_F - varijansa izmedju potomaka različitih majki (F), $V_{M(F)}$ – varijansa izmedju materinskih grupa unutar familije, V_E - rezidualna (error) varijansa, V_{Tot} – ukupna fenotipska varijansa. Prikazan je procentualni udeo svake komponente varijanse.

Osobina		Komponente fenotipske varijanse								
		V_B	%	V_F	%	$V_{M(F)}$	%	V_E	%	V_{Tot}
GD	visok	0	0.00	11.119	39.77	0.378	1.35	16.460	58.88	27.957
	srednji	0	0.00	2.368	9.25	4.568	17.85	18.655	72.90	25.591
	nizak	0.076	0.48	4.326	27.42	2.644	16.76	8.729	55.33	15.775
Ph1	visok	0.003	1.99	0	0.00	0.014	9.27	0.134	88.74	0.151
	srednji	0.004	7.27	0.001	1.82	0	0.00	0.05	90.91	0.055
	nizak	0	0.00	0.01	6.85	0	0.00	0.136	93.15	0.146
Ph2	visok	0.004	7.55	0.004	7.55	0.006	11.32	0.039	73.58	0.053
	srednji	0.008	12.90	0.003	4.84	0.015	24.19	0.036	58.06	0.062
	nizak	0.005	7.46	0.006	8.96	0.009	13.43	0.047	70.15	0.067
M18	visok	2×10^{-5}	0.64	1×10^{-4}	3.21	0.001	32.05	0.002	64.10	0.003
	srednji	4×10^{-4}	16.67	0	0.00	0.001	41.67	0.001	41.67	0.002
	nizak	0	0.00	0	0.00	0.001	33.33	0.002	66.67	0.003
ShL18	visok	0	0.00	18.549	23.59	0	0.00	60.073	76.41	78.622
	srednji	16.811	15.09	11.211	10.06	3.755	3.37	79.631	71.48	111.408
	nizak	0	0.00	35.56	24.13	0	0.00	111.797	75.87	147.357

Tabela 13. Nastavak.

Osobina		Komponente fenotipske varijanse								V _{Tot}
		V _B	%	V _F	%	V _{M(F)}	%	V _E	%	
RL18	visok	0	0.00	0	0.00	19.676	4.23	444.985	95.77	464.661
	srednji	0	0.00	7.438	2.03	18.471	5.05	340.192	92.92	366.101
	nizak	0	0.00	33.743	7.92	66.936	15.70	325.556	76.38	426.235
NL18	visok	0	0.00	0.006	26.09	0.004	17.39	0.013	56.52	0.023
	srednji	0.002	10.00	0.002	10.00	0.004	20.00	0.012	60.00	0.020
	nizak	1x10 ⁻⁴	1.10	0.001	10.99	0	0.00	0.008	87.91	0.009
NR18	visok	0.004	2.90	0.014	10.14	0.002	1.45	0.118	85.51	0.138
	srednji	4x10 ⁻⁵	0.02	0.053	32.31	0	0.00	0.111	67.67	0.164
	nizak	0.006	4.14	0.023	15.86	0.048	33.10	0.068	46.90	0.145
USM	visok	2x10 ⁻⁷	0.66	1x10 ⁻⁵	32.79	3x10 ⁻⁷	0.98	2x10 ⁻⁵	65.57	3x10 ⁻⁵
	srednji	4x10 ⁻⁶	7.02	3x10 ⁻⁶	5.26	1x10 ⁻⁵	17.54	4x10 ⁻⁵	70.18	6x10 ⁻⁵
	nizak	3x10 ⁻⁸	0.07	1x10 ⁻⁵	23.24	3x10 ⁻⁶	6.97	3x10 ⁻⁵	69.72	4x10 ⁻⁵
SR18	visok	2x10 ⁻⁴	1.79	0	0.00	0	0.00	0.011	98.21	0.011
	srednji	0.001	5.56	0.001	5.56	0.001	5.56	0.015	83.33	0.018
	nizak	0	0.00	0.003	17.34	3x10 ⁻⁴	1.73	0.014	80.92	0.017
NLNR18	visok	0	0.00	0.001	3.13	0.005	15.63	0.026	81.25	0.032
	srednji	0.001	2.00	0	0.00	0.007	14.00	0.042	84.00	0.050
	nizak	0.002	5.71	0.001	2.86	0.007	20.00	0.025	71.43	0.035

Tabela 14. Heritabilnosti materinskih efekata (m^2 %) i koeficijent materinske varijacije (CV_M %) za osobine klijanaca *I.pumila* poreklom iz populacije Dina gajenih u kontrolisanim laboratorijskim uslovima. Prikazane su vrednosti za svaki od tri svetlosna tretmana (H-visok, M-srednji, L-nizak), kao i za sva tri tretmana zajedno (A).

Osobina	m^2 (%)				CV_M (%)			
	H	M	L	A	H	M	L	A
Germination date	1.35	17.85	16.76	10.54	3.46	13.02	10.59	10.34
Phyllochron1	9.27	0.00	0.00	3.89	2.17	0.00	0.00	1.22
Phyllochron2	11.32	24.19	13.43	6.00	1.33	1.74	1.29	1.06
Seedling mass	32.05	41.67	33.33	27.99	26.80	34.00	37.20	31.62
Shoot length	0.00	3.37	0.00	7.08	0.00	4.62	0.00	6.63
Root length	4.23	5.05	15.70	0.07	5.81	6.18	13.29	0.82
Leaf number	17.39	20.00	0.00	4.22	2.37	2.77	0.00	1.47
Root number	1.45	0.00	33.10	0.11	2.15	0.00	11.72	0.67
Used seed mass	0.98	17.54	6.97	9.75	0.06	0.32	0.18	0.21
Shoot to root ratio	0.00	5.56	1.73	0.00	0.00	5.56	2.39	0.00
Leaf number to Root number ratio	15.63	14.00	20.00	0.00	5.40	6.39	7.28	0.00

[illegible]

Tabela 16. Hijerarhijska analiza varijanse 12 osobina klijanaca *Ipumila* šest meseci starih gajenih pod tri svetlosna intenziteta u kontrolisanim laboratorijskim uslovima.

Izvor varijabilnosti	Leaf number			
	df	MS	F	P
Blok	3	3.30	2.94	0.0328
Tretman (T)	2	128.86	96.83	0.0001
Populacija (P)	1	10.41	2.89	0.0992
Familija (F) ((F(P))	26	4.55	3.23	0.0001
T x P	2	2.43	1.82	0.1675
T x F(P)	52	1.41	1.26	0.1150
Greška	503	1.12		
Izvor varijabilnosti	Longest leaf length			
	df	MS	F	P
Blok	3	1.06	1.37	0.2499
Tretman (T)	2	246.38	172.55	0.0001
Populacija (P)	1	2.78	0.64	0.4302
Familija (F) ((F(P))	26	5.71	3.42	0.0001
T x P	2	2.00	1.39	0.2545
T x F(P)	52	1.68	2.17	0.0001
Greška	504	0.77		
Izvor varijabilnosti	Longest leaf width			
	df	MS	F	P
Blok	3	7.85	3.94	0.0085
Tretman (T)	2	48.00	19.85	0.0001
Populacija (P)	1	6.58	0.78	0.3833
Familija (F) ((F(P))	26	10.87	4.22	0.0001
T x P	2	2.22	0.92	0.4031
T x F(P)	52	2.58	1.30	0.0869
Greška	504	1.99		

Tabela 16. Nastavak.

Izvor varijabilnosti	Total leaf area			
	df	MS	F	P
Blok	3	2.39	0.55	0.6474
Tretman (T)	2	618.83	79.86	0.0001
Populacija (P)	1	46.06	2.40	0.1317
Familija (F) ((F(P)))	26	24.83	2.75	0.0009
T x P	2	1.89	0.24	0.7843
T x F(P)	52	9.08	2.10	0.0001
Greška	503	4.33		
Izvor varijabilnosti	Specific leaf area			
	df	MS	F	P
Blok	3	0.26	9.72	0.0001
Tretman (T)	2	6.40	299.99	0.0001
Populacija (P)	1	0.12	1.50	0.2299
Familija (F) ((F(P)))	26	0.10	5.21	0.0001
T x P	2	0.01	0.45	0.6400
T x F(P)	52	0.02	0.71	0.9389
Greška	504	0.03		
Izvor varijabilnosti	Stomatal density			
	df	MS	F	P
Blok	3	40.13	7.84	0.0001
Tretman (T)	2	662.74	130.61	0.0001
Populacija (P)	1	13.00	0.60	0.4457
Familija (F) ((F(P)))	26	28.17	5.57	0.0001
T x P	2	10.21	2.01	0.1392
T x F(P)	52	5.06	0.99	0.5007
Greška	504	5.12		

Tabela 16. Nastavak.

Izvor varijabilnosti	Leaf thickness			
	df	MS	F	P
Blok	3	44164	11.26	0.0001
Tretman (T)	2	75996	16.16	0.0001
Populacija (P)	1	170.86	0.02	0.9031
Familija (F) ((F(P))	26	13861	2.80	0.0007
T x P	2	2725.6	0.58	0.5626
T x F(P)	52	4977.2	1.27	0.1074
Greška	444	3920.6		
Izvor varijabilnosti	Wasel band number			
	df	MS	F	P
Blok	3	295.62	6.00	0.0005
Tretman (T)	2	351.89	6.21	0.0030
Populacija (P)	1	125.61	0.90	0.3494
Familija (F) ((F(P))	26	169.58	2.87	0.0006
T x P	2	20.19	0.36	0.7015
T x F(P)	52	59.29	1.20	0.1658
Greška	444	49.25		
Izvor varijabilnosti	Sclerenchime thickness			
	df	MS	F	P
Blok	3	13852	1.94	0.1212
Tretman (T)	2	145634	18.72	0.0001
Populacija (P)	1	848.07	0.03	0.8554
Familija (F) ((F(P))	26	31181	3.90	0.0001
T x P	2	831.43	0.11	0.8988
T x F(P)	52	8000.7	1.12	0.2726
Greška	444	7148.8		

Tabela 16. Nastavak.

Izvor varijabilnosti	Cuticle thickness			
	df	MS	F	P
Blok	3	177.62	1.69	0.1687
Tretman (T)	2	5151.1	51.27	0.0001
Populacija (P)	1	670.79	2.45	0.1275
Familija (F) ((F(P))	26	330.98	3.35	0.0001
T x P	2	0.32	0.00	0.9968
T x F(P)	52	98.79	0.94	0.5970
Greška	444	105.20		
Izvor varijabilnosti	Total chlorophyle content			
	df	MS	F	P
Blok	3	9353.1	0.63	0.5958
Tretman (T)	2	11600	0.57	0.5672
Populacija (P)	1	93189	3.22	0.0862
Familija (F) ((F(P))	18	32065	1.55	0.1266
T x P	2	10483	0.52	0.5983
T x F(P)	33	21139	1.43	0.0804
Greška	143	14810		
Izvor varijabilnosti	Chlorophyle AB ratio			
	df	MS	F	P
Blok	3	0.002	0.09	0.9678
Tretman (T)	2	0.09	3.49	0.0386
Populacija (P)	1	0.19	2.80	0.1092
Familija (F) ((F(P))	18	0.08	3.21	0.0011
T x P	2	0.01	0.45	0.6393
T x F(P)	33	0.02	0.88	0.6547
Greška	143	0.03		

Tabela 18. Komponente fenotipske varijanse za 12 osobina klijanaca *Iris pumila* starosti od šest meseci. V_B - varijansa izmedju blokova, V_T - varijansa izmedju tretmana, V_P - varijansa izmedju populacija, V_F - varijansa izmedju potomaka različitih materinskih familija (F(P)), $V_{P \times T}$ - varijansa interakcije P x T, $V_{F(P) \times T}$ - varijansa interakcije F(P) x T, V_E - rezidualna (error) varijansa, V_{Tot} - ukupna fenotipska varijansa. Prikazan je procentualni udeo svake komponente varijanse. Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 1.

Osobina	Komponente fenotipske varijanse														
	V_B	%	V_T	%	V_P	%	$V_{F(P)}$	%	$V_{P \times T}$	%	$V_{F(P) \times T}$	%	V_E	%	V_{Tot}
LN	0.018	0.8	0.988	42.1	0.035	1.5	0.131	5.6	0.009	0.4	0.049	2.1	1.115	47.5	2.345
TLA	0.000	0.0	4.222	41.9	0.103	1.0	0.716	7.1	0.000	0.0	0.745	7.4	4.301	42.6	10.087
LL	3×10^{-4}	0.0	1.719	61.4	0.000	0.0	0.154	5.5	0.024	0.9	0.132	4.7	0.769	27.5	2.798
LW	0.051	1.7	0.383	12.8	0.000	0.0	0.478	15.9	0.005	0.1	0.080	2.7	2.000	66.7	2.997
SLA	0.002	2.7	0.046	58.8	2×10^{-4}	0.3	0.004	5.1	0.000	0.0	0.000	0.0	0.026	33.2	0.078
SD	0.259	2.4	4.535	41.4	0.000	0.0	0.962	8.8	0.074	0.7	0.074	0.7	5.056	46.1	10.960
LTh	324.195	5.9	529.551	9.7	0.000	0.0	499.300	9.1	0.827	0.0	222.271	4.1	3901.070	71.2	5477.212
WBN	2.469	3.9	3.322	5.3	0.000	0.0	6.173	9.9	0.000	0.0	1.418	2.3	49.216	78.6	62.598
STh	43.432	0.4	975.880	10.1	0.000	0.0	1341.460	14.0	0.000	0.0	78.994	0.8	7171.100	74.6	9610.865
Cth	0.360	0.2	45.015	27.4	2.158	1.3	12.376	7.5	0.000	0.0	0.000	0.0	104.160	63.5	164.067
Chl	0.000	0.0	0.000	0.0	1381.140	7.1	2028.530	10.4	0.000	0.0	1214.510	6.2	14843.510	76.2	19467.690
ChLAB	0.000	0.0	0.001	2.8	0.001	2.8	0.005	14.1	4×10^{-4}	1.1	0.001	2.8	0.027	76.3	0.035

Tabela 19A. Hijerarhijska analiza varijanse 12 osobina klijanaca *Iris pumila* starosti od šest meseci poreklom iz populacije Dina, gajenih pod tri različita svetlosna intenziteta u kontrolisanim laboratorijskim uslovima. Podvučene vrednosti verovatnoće interakcije T*F su one koje ostaju statistički značajne posle standardizacije podataka, tj. izjednačavanja varijansi ($\bar{X}=0$, SD=1).

Izvor varijabilnosti	Leaf number			
	df	MS	F	P
Blok	3	1.36	1.21	0.3051
Tretman (T)	2	63.52	46.56	0.0001
Familija (F)	12	7.51	5.19	0.0003
T*F	24	1.45	1.30	0.1605
Error	341	1.12		
Izvor varijabilnosti	Longest leaf length			
	df	MS	F	P
Blok	3	0.47	0.60	0.6159
Tretman (T)	2	178.70	104.87	0.0001
Familija (F)	12	9.82	4.87	0.0005
T*F	24	2.03	2.57	0.0001
Error	342	0.79		
Izvor varijabilnosti	Longest leaf width			
	df	MS	F	P
Blok	3	2.63	1.48	0.2189
Tretman (T)	2	27.19	10.39	0.0003
Familija (F)	12	12.11	4.16	0.0014
T*F	24	2.92	1.65	0.0303
Error	342	1.77		
Izvor varijabilnosti	Total leaf area			
	df	MS	F	P
Blok	3	0.61	0.14	0.9335
Tretman (T)	2	419.55	46.05	0.0001
Familija (F)	12	38.34	3.56	0.0039
T*F	24	10.85	2.54	0.0001
Error	341	4.27		

Tabela 19A. Nastavak.

Specific leaf area				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Blok	3	0.09	3.22	0.0230
Tretman (T)	2	3.89	169.87	0.0001
Familija (F)	12	0.13	6.14	0.0001
T*F	24	0.02	0.71	0.8443
Error	342	0.03		
Stomatal density				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Blok	3	17.07	3.26	0.0217
Tretman (T)	2	392.93	65.44	0.0001
Familija (F)	12	48.87	7.79	0.0001
T*F	24	6.28	1.20	0.2385
Error	342	5.23		
Leaf thickness				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Blok	3	32018.55	8.39	0.0001
Tretman (T)	2	40631.70	7.63	0.0018
Familija (F)	12	21170.95	3.66	0.0032
T*F	24	5812.95	1.52	0.0583
Error	297	3816.62		
Wasel band number				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Blok	3	174.24	3.96	0.0086
Tretman (T)	2	149.06	2.49	0.0969
Familija (F)	12	232.31	3.60	0.0035
T*F	24	64.83	1.47	0.0738
Error	297	43.97		

Tabela 19A. Nastavak.

Sclerenchime thickness				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Blok	3	15371.19	2.88	0.0363
Tretman (T)	2	96145.64	12.22	0.0001
Familija (F)	12	37678.91	4.37	0.0010
T*F	24	8675.92	1.62	0.0349
Error	297	5340.80		
Cuticle thickness				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Blok	3	126.61	1.19	0.3139
Tretman (T)	2	3434.57	38.97	0.0001
Familija (F)	12	438.39	5.31	0.0002
T*F	24	82.26	0.77	0.7702
Error	297	106.43		
Total chlorophyle content				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Blok	3	5328.80	0.36	0.7841
Tretman (T)	2	11404.93	0.63	0.5390
Familija (F)	10	40437.90	2.15	0.0657
T*F	19	19172.29	1.28	0.2166
Error	81	14920.63		
Chlorophyle AB ratio				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Blok	3	0.003	0.13	0.9397
Tretman (T)	2	0.03	1.45	0.2480
Familija (F)	10	0.08	3.75	0.0041
T*F	19	0.02	0.78	0.7279
Error	81	0.03		

Tabela 19B. Hijerarhijska analiza varijanse 12 osobina klijanaca *Iris pumila* starosti od šest meseci poreklom iz populacije Šuma, gajenih pod tri različita svetlosna intenziteta u kontrolisanim laboratorijskim uslovima. Podvučene vrednosti verovatnoće interakcije T*F su one koje ostaju statistički značajne posle standardizacije podataka, tj. izjednačavanja varijansi ($\bar{X}=0$, SD=1).

Izvor varijabilnosti	Leaf number			
	df	MS	F	P
Blok	3	2.44	2.13	0.0986
Tretman (T)	2	67.43	50.26	0.0001
Familija (F)	14	2.03	1.47	0.1857
T*F	28	1.38	1.14	0.2295
Error	159	1.12		
Izvor varijabilnosti	Longest leaf length			
	df	MS	F	P
Blok	3	1.24	1.68	0.1743
Tretman (T)	2	90.61	72.42	0.0001
Familija (F)	14	2.21	1.63	0.1309
T*F	28	1.36	1.84	0.0103
Error	159	0.74		
Izvor varijabilnosti	Longest leaf width			
	df	MS	F	P
Blok	3	8.04	3.28	0.0225
Tretman (T)	2	23.16	9.86	0.0003
Familija (F)	14	9.83	4.22	0.0005
T*F	28	2.32	0.95	0.5439
Error	159	2.45		
Izvor varijabilnosti	Total leaf area			
	df	MS	F	P
Blok	3	5.09	1.13	0.3366
Tretman (T)	2	245.85	34.90	0.0001
Familija (F)	14	13.41	1.77	0.0947
T*F	28	7.61	1.70	0.0230
Error	159	4.49		

Tabela 19B. Nastavak.

Specific leaf area				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Blok	3	0.21	9.45	0.0001
Tretman (T)	2	2.78	144.78	0.0001
Familija (F)	14	0.07	3.99	0.0008
T*F	28	0.02	0.84	0.6937
Error	159	0.02		
Stomatal density				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Blok	3	29.40	6.07	0.0006
Tretman (T)	2	301.87	74.15	0.0001
Familija (F)	14	10.95	2.80	0.0093
T*F	28	3.90	0.81	0.7443
Error	159	4.84		
Leaf thickness				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Blok	3	16165.79	3.91	0.0101
Tretman (T)	2	35754.39	8.74	0.0007
Familija (F)	14	7606.89	1.86	0.0759
T*F	28	4082.20	0.99	0.4906
Error	144	4133.19		
Wasel band number				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Blok	3	177.09	2.95	0.0347
Tretman (T)	2	210.54	3.86	0.0289
Familija (F)	14	111.43	2.08	0.0459
T*F	28	53.41	0.89	0.6273
Error	144	59.98		

Tabela 19B. Nastavak.

Sclerenchime thickness				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Blok	3	16319.89	1.53	0.2089
Tretman (T)	2	55246.47	6.63	0.0030
Familija (F)	14	26042.43	3.29	0.0030
T*F	28	7837.31	0.73	0.8280
Error	144	10657.30		
Cuticle thickness				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Blok	3	61.69	0.59	0.6228
Tretman (T)	2	2044.64	18.48	0.0001
Familija (F)	14	237.87	2.13	0.0414
T*F	28	111.91	1.07	0.3834
Error	144	104.64		
Total chlorophyle content				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Blok	3	4387.70	0.28	0.8360
Tretman (T)	2	12092.60	0.54	0.5918
Familija (F)	8	20551.66	0.93	0.5157
T*F	14	22525.60	1.46	0.1541
Error	59	15392.82		
Chlorophyle AB ratio				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Blok	3	0.005	0.15	0.9283
Tretman (T)	2	0.07	2.54	0.1119
Familija (F)	8	0.08	2.84	0.0350
T*F	14	0.03	0.90	0.5621
Error	59	0.03		

Tabela 20. Komponente fenotipske varijanse za 12 osobina klijanaca *Iris pumila* starosti od šest meseci poreklom iz dve populacije (Dina i Šuma) gajenih pod tri različita svetlosna intenziteta (H-visok, M-srednji, L-nizak) u kontrolisanim laboratorijskim uslovima. V_B - varijansa izmedju blokova, V_F - varijansa izmedju potomaka različitih materinskih familija (F), V_E - rezidualna (error) varijansa, V_{Tot} – ukupna fenotipska varijansa. Prikazan je procentualni udeo svake komponente varijanse. Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 1.

		Komponente fenotipske varijanse													
		Populacija Dina							Populacija Šuma						
Osobina		V_B	%	V_F	%	V_E	%	V_{Tot}	V_B	%	V_F	%	V_E	%	V_{Tot}
LN	H	0.055	5.4	0.138	13.4	0.833	81.2	1.026	0.150	15.6	0.000	0.0	0.809	84.4	0.959
	M	0.105	6.1	0.360	20.8	1.264	73.1	1.729	0.009	0.5	0.358	21.9	1.264	77.5	1.631
	L	0.017	1.2	0.245	18.0	1.095	80.7	1.357	0.000	0.0	0.016	1.3	1.226	98.7	1.242
TLA	H	0.199	4.7	1.267	30.2	2.724	65.0	4.190	0.272	8.2	0.641	19.3	2.409	72.5	3.322
	M	0.235	3.5	1.558	23.1	4.941	73.4	6.734	0.000	0.0	0.300	5.7	4.956	94.3	5.256
	L	0.168	2.4	2.429	34.3	4.490	63.4	7.087	0.247	3.0	2.109	25.4	5.953	71.6	8.309
LL	H	0.031	3.0	0.287	27.5	0.724	69.5	1.042	0.032	4.4	0.126	17.3	0.569	78.3	0.727
	M	0.000	0.0	0.344	31.3	0.756	68.7	1.100	0.000	0.0	0.118	19.4	0.491	80.6	0.609
	L	0.029	2.1	0.503	37.0	0.827	60.8	1.359	0.000	0.0	0.318	21.3	1.177	78.7	1.495
LW	H	0.000	0.0	0.314	19.3	1.310	80.7	1.624	0.000	0.0	0.231	12.9	1.563	87.1	1.794
	M	0.027	1.1	0.389	16.5	1.937	82.3	2.353	0.000	0.0	0.467	15.2	2.609	84.8	3.076
	L	0.158	5.3	0.845	28.3	1.981	66.4	2.984	0.687	15.1	0.918	20.1	2.958	64.8	4.563

Tabela 20. Nastavak.

Osobina		Komponente fenotipske varijanse													
		Populacija Dina							Populacija Šuma						
		V _B	%	V _F	%	V _E	%	V _{Tot}	V _B	%	V _F	%	V _E	%	V _{Tot}
SLA	H	0.002	5.6	0.004	11.1	0.030	83.3	0.036	0.004	14.3	0.003	10.7	0.021	75.0	0.028
	M	0.001	3.4	0.003	10.3	0.025	86.2	0.029	0.000	0.0	0.008	28.6	0.020	71.4	0.028
	L	0.000	0.0	0.002	5.9	0.032	94.1	0.034	0.006	19.3	0.000	0.0	0.025	80.6	0.031
SD	H	0.116	1.3	2.528	28.6	6.191	70.1	8.835	0.000	0.0	1.148	16.5	5.809	83.5	6.957
	M	0.600	8.6	1.136	16.2	5.255	75.2	6.991	0.871	22.9	0.000	0.0	2.938	77.1	3.809
	L	0.000	0.0	1.193	23.7	3.831	76.2	5.024	1.010	16.1	0.060	0.9	5.217	83.0	6.287
LTh	H	246.284	4.4	1590.120	28.7	3705.835	66.9	5542.239	0.000	0.0	419.024	8.0	4786.464	91.9	5205.488
	M	387.677	7.8	536.247	10.9	4013.972	81.3	4937.896	813.42	16.5	362.081	7.3	3765.205	76.2	4940.706
	L	405.389	8.6	442.249	9.4	3863.491	82.0	4711.129	898.33	20.8	312.218	7.2	3102.905	71.9	4313.453
WBN	H	0.000	0.0	16.946	38.2	27.396	61.8	44.342	0.656	1.4	6.322	13.2	40.854	85.4	47.832
	M	6.946	12.4	2.020	3.6	47.211	84.0	56.177	0.000	0.0	1.691	2.8	59.661	97.2	61.352
	L	3.016	4.4	11.682	17.2	53.261	78.4	67.959	28.102	29.4	0.000	0.0	67.602	70.6	95.704
STh	H	83.018	0.8	2639.446	26.9	7089.211	72.2	9811.675	0.000	0.0	609.507	12.0	4470.579	88.0	5080.086
	M	82.872	1.3	1184.916	18.5	5139.287	80.2	6407.075	0.000	0.0	1296.949	14.3	7781.946	85.7	9078.895
	L	91.435	1.8	1171.180	22.7	3899.327	75.5	5161.942	298.013	1.4	0.000	0.0	20457.672	98.6	20755.685

Tabela 20. Nastavak.

		Komponente fenotipske varijanse													
		Populacija Dina							Populacija Šuma						
Osobina		V _B	%	V _F	%	V _E	%	V _{Tot}	V _B	%	V _F	%	V _E	%	V _{Tot}
CTh	H	0.000	0.0	13.231	10.2	116.872	89.8	130.103	0.000	0.0	7.036	6.5	101.061	93.5	108.097
	M	1.366	1.1	12.745	9.9	114.83	89.1	128.941	0.000	0.0	9.007	6.9	121.241	93.1	130.248
	L	6.916	7.2	9.691	10.1	79.618	82.7	96.225	0.000	0.0	18.063	16.9	88.924	83.1	106.987
Chl	H	0.000	0.0	2375.582	17.6	11138.07	82.4	13513.652	296.294	2.1	0.000	0.0	14017.730	97.9	14314.024
	M	1682.997	7.1	2620.777	11.1	19318.062	81.8	23621.836	77.380	0.5	0.000	0.0	16159.784	99.5	16237.164
	L	155.098	0.7	9749.773	46.3	11173.440	53.0	21078.311	0.000	0.0	10285.83	48.4	10964.659	51.6	21250.489
ChLAB	H	0.000	0.0	0.005	12.2	0.036	87.8	0.041	0.001	4.0	0.003	12.0	0.021	84.0	0.025
	M	0.000	0.0	0.003	15.0	0.017	85.0	0.020	0.003	9.1	0.000	0.0	0.030	90.9	0.033
	L	0.000	0.0	0.011	35.5	0.020	64.5	0.031	0.000	0.0	0.02	40.8	0.029	59.2	0.049

Tabela 21. Heritabilnost u širem smislu (%) za osobine klijanaca *Iris pumila* starosti od šest meseci poreklom iz dve populacije (Dina i Šuma) gajenih pod tri različita svetlosna intenziteta (visok, srednji, nizak) u kontrolisanim laboratorijskim uslovima.

Osobina	Dina			Šuma		
	Visok	Srednji	Nizak	Visok	Srednji	Nizak
Leaf number	13.45	20.82	18.05	0.00	21.95	1.29
Longest leaf length	30.24	23.14	34.27	19.30	5.71	25.38
Longest leaf width	27.54	31.27	37.01	17.33	19.38	21.27
Total leaf area	19.33	16.53	28.32	12.88	15.18	20.12
Specific leaf area	11.11	10.34	5.88	10.71	28.57	0.00
Stomatal density	28.61	16.25	23.75	16.50	0.00	0.95
Leaf thickness	28.69	10.86	9.39	8.05	7.33	7.24
Wasel band number	38.22	3.60	17.19	13.22	2.76	0.00
Sclerenchime thickness	26.90	18.49	22.69	12.00	14.29	0.00
Cuticle thickness	10.17	9.88	10.07	6.51	6.92	16.88
Total chlorophyle content	17.58	11.09	46.26	0.00	0.00	48.40
Chlorophyle AB ratio	12.20	15.00	35.48	12.00	0.00	40.82

Tabela 22. Srednja vrednost (\bar{X}) indeksa fenotipske plastičnosti (FP) i koeficijenta varijacije (CV%) fenotipske plastičnosti izmedju familija *I.pumila* u odnosu na intenzitet svetlosti (V-visok, S-sredji i N-nizak) za 12 osobina klijanaca šest meseci starih. $FP_{V,S}$ = srednja vrednost indeksa fenotipske plastičnosti izmedju visokog i srednjeg intenziteta svetlosti. $FP_{S,N}$ = srednja fenotipska plastičnost izmedju srednjeg i niskog intenziteta svetlosti. $P_{\bar{X}}$ i P_{CV} predstavljaju verovatnoće razlika u srednjim vrednostima izmedju indeksa plastičnosti i koeficijenata varijacije indeksa plastičnosti.

Osobina	Populacija Dina						Populacija Šuma					
	FP _{V,S}		FP _{S,N}		P _{\bar{X}}	P _{CV}	FP _{V,S}		FP _{S,N}		P _{\bar{X}}	P _{CV}
	\bar{X}	CV%	\bar{X}	CV%			\bar{X}	CV%	\bar{X}	CV%		
<u>Morfološke:</u>												
Leaf number	14.6	58.4	11.6	53.6	NS	NS	21.4	63.4	11.9	68.3	**	*
Longest leaf length	37.3	22.7	16.5	66.2	**	*	38.1	39.4	11.3	93.4	***	*
Longest leaf width	5.9	85.4	11.6	60.6	**	NS	8.5	70.1	14.3	65.8	*	NS
Total leaf area	38.7	37.7	14.0	54.8	***	NS	33.7	54.1	20.7	50.8	*	NS
Specific leaf area	29.8	36.5	17.6	47.4	**	*	29.9	39.9	21.5	55.1	NS	NS
Srednja vrednost	25.6	48.1	14.3	56.5	**	NS	26.3	53.4	15.9	66.7	*	*
<u>Anatomske:</u>												
Stomatal density	20.9	34.2	9.7	74.2	**	**	18.3	50.3	16.8	42.3	NS	NS
Leaf thickness	5.8	91.9	6.3	56.8	NS	**	8.1	65.9	9.1	67.3	NS	NS
Wasel band number	8.7	57.5	6.8	83.6	NS	NS	9.2	95.6	12.5	64.1	NS	NS
Sclerenchime thickness	6.0	81.3	7.1	69.5	NS	NS	8.6	66.4	9.4	72.8	NS	NS
Cuticle thickness	14.4	51.3	9.1	48.8	*	NS	14.9	73.9	12.6	81.7	NS	NS
Srednja vrednost	11.2	63.2	7.8	66.6	**	NS	11.8	70.4	12.1	65.6	NS	NS
<u>Fiziološke:</u>												
Total chlorophyle content	7.4	106.	12.4	119.	NS	NS	3.8	79.8	10.8	83.4	NS	*
Chlorophyle AB ratio	12.2	71.2	19.6	64.9	NS	NS	10.9	74.3	14.8	64.5	NS	NS
Srednja vrednost	9.8	88.7	16.0	92.2	NS	NS	7.3	77.5	12.8	73.9	NS	NS
<u>Grand mean</u>	15.5	66.7	12.7	71.8	NS	NS	15.1	67.1	13.6	68.7	NS	NS

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, **** $P < 0.0001$, NS-nije statistički značajno

Tabela 23. Fenotipske korelacije izmedju 12 osobina *I.pumila* merenih na biljkama starim šest meseci, gajenim na tri intenziteta svetlosti (visok, srednji i nizak). Iznad dijagonale prikazane su vrednosti za populaciju Dina a ispod dijagonale za populaciju Šuma. Masnim brojevima označene su statistički značajne korelacije ($P < 0.05$). Podvučeni brojevi se odnose na one koeficijente korelacije koji ostaju statistički značajni posle sekvencijalne Bonferronijeve korekcije za višestruka poredjenja ($\alpha = 0.05$). Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 1.

Visok intenzitet svetlosti												
Osobina	LN	LL	LW	TLA	SLA	SD	LTH	WBN	STh	CTh	Chl	ChlAB
LN		0.23	-0.09	<u>0.56</u>	0.23	0.03	<u>-0.28</u>	0.04	-0.06	-0.11	-0.35	0.08
LL	0.16		0.27	<u>0.83</u>	<u>0.37</u>	<u>-0.33</u>	0.21	0.16	0.18	-0.19	0.25	-0.32
LW	-0.13	0.16		<u>0.53</u>	-0.05	-0.13	<u>0.43</u>	<u>0.48</u>	<u>0.29</u>	0.20	0.43	-0.46
TLA	<u>0.57</u>	<u>0.74</u>	<u>0.52</u>		<u>0.30</u>	-0.23	0.17	<u>0.35</u>	0.20	-0.08	0.15	-0.31
SLA	0.09	0.33	-0.36	0.05		-0.11	-0.18	-0.21	-0.20	<u>-0.35</u>	-0.16	-0.05
SD	0.23	-0.06	0.24	0.20	-0.20		<u>-0.29</u>	0.22	<u>-0.33</u>	0.14	-0.29	<u>0.56</u>
LTh	-0.12	0.12	0.28	0.15	-0.33	-0.11		0.09	<u>0.49</u>	0.17	0.42	-0.47
WBN	0.16	0.08	<u>0.53</u>	<u>0.39</u>	-0.33	<u>0.43</u>	-0.06		-0.02	<u>0.28</u>	0.22	-0.07
STh	-0.02	-0.12	0.25	0.05	-0.31	-0.22	<u>0.40</u>	0.01		0.23	0.03	-0.17
CTh	-0.11	-0.45	0.11	-0.23	<u>-0.43</u>	0.05	0.12	0.22	0.31		0.28	-0.12
Chl	-0.11	0.30	0.15	0.16	0.06	-0.10	0.21	0.07	0.14	-0.30		<u>-0.72</u>
ChlAB	0.09	-0.04	-0.20	-0.06	0.03	0.10	-0.32	-0.06	-0.13	0.22	-0.52	

Tabela 23. Nastavak.

Srednji intenzitet svetlosti												
Osobina	LN	LL	LW	TLA	SLA	SD	LTH	WBN	STh	CTh	ChI	ChIAB
LN		<u>0.28</u>	0.20	<u>0.70</u>	0.09	0.15	-0.13	0.10	0.08	-0.02	-0.31	0.08
LL	0.18		0.09	<u>0.69</u>	<u>0.32</u>	-0.17	-0.07	0.19	-0.13	<u>-0.32</u>	0.44	<u>-0.45</u>
LW	0.04	-0.05		<u>0.60</u>	<u>-0.43</u>	0.24	0.23	<u>0.66</u>	<u>0.49</u>	<u>0.37</u>	0.20	-0.11
TLA	<u>0.66</u>	<u>0.55</u>	<u>0.58</u>		0.06	0.07	-0.05	<u>0.45</u>	0.17	-0.03	0.15	-0.23
SLA	0.16	0.10	<u>-0.53</u>	-0.17		<u>-0.28</u>	<u>-0.31</u>	<u>-0.42</u>	<u>-0.39</u>	<u>-0.66</u>	-0.18	-0.19
SD	0.14	-0.13	<u>0.52</u>	0.31	-0.36		-0.02	<u>0.38</u>	0.23	<u>0.36</u>	-0.16	0.15
LTh	0.18	0.13	<u>0.49</u>	<u>0.43</u>	-0.33	0.14		0.03	0.25	0.16	-0.12	0.22
WBN	-0.05	-0.05	<u>0.81</u>	<u>0.43</u>	<u>-0.59</u>	<u>0.60</u>	<u>0.39</u>		0.24	<u>0.44</u>	0.22	0.01
STh	0.13	0.14	<u>0.44</u>	0.35	<u>-0.42</u>	0.24	<u>0.43</u>	0.30		<u>0.30</u>	0.00	0.21
CTh	0.01	-0.18	<u>0.55</u>	0.22	<u>-0.64</u>	0.34	0.36	<u>0.60</u>	<u>0.44</u>		-0.04	0.29
ChI	0.22	0.18	0.54	0.55	-0.27	0.15	0.42	<u>0.62</u>	0.01	0.32		<u>-0.65</u>
ChIAB	-0.23	-0.22	-0.54	-0.56	0.04	-0.07	-0.41	-0.49	-0.20	-0.21	<u>-0.77</u>	

Tabela 23. Nastavak.

Nizak intenzitet svetlosti												
Osobina	LN	LL	LW	TLA	SLA	SD	LTH	WBN	STh	CTh	ChI	ChIAB
LN		0.20	0.01	<u>0.52</u>	0.11	<u>0.28</u>	0.04	0.05	0.08	-0.05	-0.46	0.35
LL	0.01		0.18	<u>0.71</u>	0.03	-0.04	-0.08	0.24	0.12	-0.07	-0.27	0.45
LW	0.03	0.20		<u>0.67</u>	<u>-0.53</u>	<u>0.36</u>	<u>0.37</u>	<u>0.77</u>	<u>0.54</u>	<u>0.44</u>	0.07	-0.00
TLA	0.30	<u>0.67</u>	<u>0.78</u>		-0.24	<u>0.31</u>	0.18	<u>0.60</u>	<u>0.42</u>	0.16	-0.33	0.43
SLA	0.01	0.05	<u>-0.54</u>	-0.27		-0.24	<u>-0.43</u>	<u>-0.32</u>	<u>-0.36</u>	<u>-0.47</u>	-0.14	0.11
SD	0.30	-0.08	<u>0.56</u>	0.37	<u>-0.42</u>		0.24	<u>0.44</u>	<u>0.32</u>	0.23	-0.05	0.07
LTh	0.03	0.14	0.00	0.07	-0.25	-0.03		0.27	<u>0.38</u>	<u>0.38</u>	0.05	-0.05
WBN	-0.03	0.08	<u>0.88</u>	<u>0.61</u>	<u>-0.55</u>	<u>0.63</u>	-0.16		<u>0.40</u>	<u>0.37</u>	-0.05	0.21
STh	-0.08	0.05	0.23	0.14	-0.33	0.10	0.11	0.18		<u>0.31</u>	0.13	-0.15
CTh	-0.21	-0.10	<u>0.45</u>	0.17	<u>-0.40</u>	0.18	0.23	0.39	0.18		-0.05	-0.06
ChI	-0.04	0.08	0.45	0.25	-0.45	0.31	0.16	0.28	0.20	0.43		<u>-0.81</u>
ChIAB	-0.06	-0.09	-0.32	-0.20	0.48	-0.34	-0.31	-0.14	-0.25	-0.32	<u>-0.69</u>	

Tabela 24. Poređenje fenotipskih, genetičkih i materinskih korelacionih matrica za 12 osobina *I.pumila* merenih na biljkama starim šest meseci, unutar i između svetlosnih tretmana korišćenjem Mantelovog t-testa. Verovatnoće su date u zagradama. D: populacija Dina; Š: populacija Šuma; V: visok svetlosni intenzitet; S: srednji svetlosni intenzitet N: nizak svetlosni intenzitet.

Izmedju tretmana			r	p
Fenotipske D V	X	Fenotipske D S	0.714	0.0005
Fenotipske D V	X	Fenotipske D N	0.711	0.0005
Fenotipske D S	X	Fenotipske D N	0.712	0.0005
Fenotipske Š V	X	Fenotipske Š S	0.706	0.0005
Fenotipske Š V	X	Fenotipske Š N	0.706	0.0005
Fenotipske Š S	X	Fenotipske Š N	0.839	0.0005
Genetičke D V	X	Genetičke D S	0.691	0.0005
Genetičke D V	X	Genetičke D N	0.273	0.0040
Genetičke D S	X	Genetičke D N	0.236	0.0215
Genetičke Š V	X	Genetičke Š S	0.371	0.0095
Genetičke Š V	X	Genetičke Š N	0.202	0.0245
Genetičke Š S	X	Genetičke Š N	0.750	0.0005
Materinske D V	X	Materinske D S	0.035	0.4045
Materinske D V	X	Materinske D N	0.109	0.2385
Materinske D S	X	Materinske D N	0.095	0.2855
Unutar tretmana			r	p
Fenotipske D V	X	Fenotipske Š V	0.715	0.0005
Fenotipske D S	X	Fenotipske Š S	0.709	0.0005
Fenotipske D N	X	Fenotipske Š N	0.721	0.0005
Genetičke D V	X	Genetičke Š V	0.395	0.0060
Genetičke D S	X	Genetičke Š S	0.660	0.0005
Genetičke D N	X	Genetičke Š N	0.225	0.0145

Tabela 25. Genetičke korelacije između 12 osobina *Iris pumila* merenih na biljkama starim šest meseci, gajenim na tri intenziteta svetlosti (visok, srednji i nizak). Iznad dijagonale prikazane su vrednosti za populaciju Dina a ispod dijagonale za populaciju Šuma. Masnim brojevima označene su statistički značajne korelacije ($P < 0.05$). Podvučeni brojevi se odnose na one koeficijente korelacije koji ostaju statistički značajni posle sekvencijalne Bonferronijeve korekcije ($\alpha = 0.05$). Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 1.

Visok intenzitet svetlosti												
Osobina	LN	LL	LW	TLA	SLA	SD	LTH	WBN	STh	CTh	Chl	ChLAB
LN		0.31	0.18	0.60	0.30	0.07	-0.49	-0.07	0.23	-0.26	-0.32	0.16
LL	0.47		0.54	<u>0.87</u>	0.09	-0.17	0.16	0.44	0.26	-0.18	0.14	-0.12
LW	0.26	0.21		0.75	-0.24	-0.21	0.31	0.66	0.71	0.24	0.22	-0.43
TLA	<u>0.74</u>	<u>0.82</u>	0.62		0.06	-0.14	0.01	0.48	0.52	-0.11	0.04	-0.16
SLA	-0.14	0.38	-0.13	0.06		-0.04	-0.65	-0.43	-0.60	<u>-0.77</u>	-0.38	0.42
SD	0.07	0.08	0.43	0.22	-0.01		-0.24	0.09	-0.22	0.10	0.03	0.05
LTh	0.14	0.13	-0.04	0.10	-0.35	-0.13		0.43	0.25	0.30	0.73	-0.74
WBN	-0.13	0.04	0.44	0.15	0.39	-0.00	-0.35		0.39	0.52	0.52	-0.47
STh	-0.14	-0.22	-0.27	-0.25	-0.40	-0.53	0.30	0.06		0.41	0.08	-0.25
CTh	-0.57	-0.67	-0.13	-0.61	-0.30	-0.45	-0.02	0.28	0.50		0.00	0.01
Chl	0.78	0.42	-0.01	0.57	-0.12	-0.14	0.17	-0.14	0.00	-0.49		<u>-0.89</u>
ChLAB	-0.68	0.18	0.10	-0.14	0.29	0.41	-0.27	0.08	-0.37	0.11	-0.79	

Tabela 25. Nastavak.

Srednji intenzitet svetlosti												
Osobina	LN	LL	LW	TLA	SLA	SD	LTH	WBN	STh	CTh	Chl	ChLAB
LN		0.24	0.36	<u>0.80</u>	0.19	-0.09	-0.24	0.16	0.32	0.05	-0.30	-0.25
LL	0.20		-0.09	0.61	0.33	-0.18	-0.07	0.34	-0.22	-0.33	0.46	-0.55
LW	-0.29	0.07		0.56	-0.38	0.08	0.32	0.64	<u>0.81</u>	0.16	-0.11	-0.30
TLA	0.43	0.73	0.54		0.13	-0.14	-0.07	0.49	0.43	-0.10	0.06	-0.50
SLA	0.41	0.14	-0.53	-0.07		-0.21	-0.58	-0.33	-0.23	-0.72	-0.39	-0.08
SD	-0.00	0.07	0.55	0.38	-0.38		0.37	0.47	0.15	0.27	0.02	0.16
LTh	-0.07	0.33	0.58	0.53	-0.59	0.33		0.51	0.13	0.28	0.38	0.06
WBN	-0.35	-0.00	<u>0.89</u>	0.39	-0.60	0.59	0.62		0.38	0.25	0.35	-0.49
STh	0.11	0.27	0.39	0.48	-0.40	0.10	0.39	0.35		0.01	-0.15	-0.17
CTh	-0.16	-0.38	0.57	0.08	<u>-0.80</u>	0.47	0.53	0.63	0.49		-0.14	0.41
Chl	-0.01	0.64	0.56	0.62	-0.19	0.26	0.74	0.58	0.25	-0.16		-0.54
ChLAB	-0.22	-0.77	-0.61	-0.83	0.17	-0.51	-0.84	-0.58	-0.64	-0.05	-0.81	

Tabela 25. Nastavak.

Nizak intenzitet svetlosti												
Osobina	LN	LL	LW	TLA	SLA	SD	LTH	WBN	STh	CTh	Chl	ChLAB
LN		0.49	0.24	0.70	0.08	0.54	-0.05	0.26	0.21	-0.24	-0.44	0.58
LL	0.10		0.06	0.70	0.01	-0.01	-0.08	0.24	0.09	-0.04	-0.29	0.45
LW	-0.20	0.62		0.70	-0.65	0.57	0.38	<u>0.87</u>	<u>0.90</u>	0.23	0.18	-0.03
TLA	0.11	<u>0.88</u>	<u>0.87</u>		-0.33	0.51	0.17	0.72	0.66	-0.02	-0.23	0.44
SLA	0.43	-0.33	-0.53	-0.34		-0.14	-0.56	-0.63	-0.44	-0.71	-0.30	0.30
SD	0.05	0.03	0.53	0.30	-0.41		0.32	0.69	0.45	-0.23	-0.14	0.32
LTh	-0.09	0.31	0.11	0.20	-0.58	-0.10		0.42	0.18	0.39	-0.42	0.30
WBN	-0.08	0.43	<u>0.79</u>	0.64	-0.43	0.73	-0.19		0.74	0.21	0.17	0.09
STh	0.12	0.51	0.09	0.33	-0.35	-0.13	<u>0.76</u>	-0.20		0.07	0.27	-0.16
CTh	-0.18	0.47	0.64	0.58	-0.63	0.54	0.42	0.48	0.28		0.08	-0.17
Chl	-0.48	0.35	0.74	0.51	-0.82	0.54	0.55	0.40	0.57	0.77		<u>-0.93</u>
ChLAB	0.07	-0.27	-0.62	-0.52	0.62	-0.60	-0.67	-0.41	-0.48	-0.47	-0.59	

Tabela 26. Nastavak.

[illegible]

Tabela 27. Komponente fenotipske varijanse za 12 osobina *I.pumila* merenih na biljkama starim šest meseci, poreklom iz populacije Dina gajenih pod tri različita svetlosna intenziteta (visok, srednji, nizak) u kontrolisanim laboratorijskim uslovima. V_B - varijansa izmedju blokova, V_F - varijansa izmedju potomaka različitih majki (F), $V_{M(F)}$ – varijansa izmedju materinskih grupa unutar familije, V_E - rezidualna (error) varijansa, V_{Tot} – ukupna fenotipska varijansa. Prikazan je procentualni udeo svake komponente varijanse.

		Komponente fenotipske varijanse								
Osobina		V_B	%	V_F	%	$V_{M(F)}$	%	V_E	%	V_{Tot}
LN	visok	0.054	5.25	0.109	10.60	0.065	6.32	0.800	77.82	1.028
	srednji	0.108	6.25	0.305	17.64	0.122	7.06	1.194	69.06	1.729
	nizak	0.035	2.42	0.000	0.00	0.515	35.59	0.897	61.99	1.447
LL	visok	0.031	2.98	0.287	27.54	0.000	0.00	0.724	69.48	1.042
	srednji	0.000	0.00	0.344	31.27	0.000	0.00	0.756	68.73	1.100
	nizak	0.029	2.13	0.503	37.01	0.000	0.00	0.827	60.85	1.359
LW	visok	0.000	0.00	0.165	9.97	0.339	20.48	1.151	69.55	1.655
	srednji	0.027	1.15	0.388	16.50	0.000	0.00	1.937	82.36	2.352
	nizak	0.156	5.37	0.63	21.70	0.212	7.30	1.905	65.62	2.903
TLA	visok	0.201	4.78	1.245	29.63	0.067	1.59	2.689	63.99	4.202
	srednji	0.236	3.51	1.395	20.72	0.346	5.14	4.755	70.63	6.732
	nizak	0.148	2.17	1.504	22.09	1.033	15.18	4.122	60.56	6.807
SLA	visok	0.002	5.56	0.004	11.11	0.000	0.00	0.03	83.33	0.036
	srednji	0.001	3.45	0.003	10.34	0.000	0.00	0.025	86.21	0.029
	nizak	0.000	0.00	0.002	5.88	0.000	0.00	0.032	94.12	0.034

Tabela 27. Nastavak.

Osobina		Komponente fenotipske varijanse								
		V _B	%	V _F	%	V _{M(F)}	%	V _E	%	V _{Tot}
SD	visok	0.116	1.31	2.528	28.61	0.000	0.00	6.191	70.07	8.835
	srednji	0.607	8.69	1.036	14.83	0.173	2.48	5.169	74.00	6.985
	nizak	0.000	0.00	1.193	23.75	0.000	0.00	3.831	76.25	5.024
LTh	visok	246.288	4.44	1590.139	28.69	0.000	0.00	3705.83	66.86	5542.257
	srednji	385.093	7.83	262.664	5.34	493.026	10.02	3779.818	76.82	4920.601
	nizak	407.082	8.63	324.897	6.88	253.303	5.37	3734.113	79.12	4719.395
WBN	visok	0.000	0.00	16.675	37.64	0.43	0.97	27.200	61.39	44.305
	srednji	6.946	12.36	2.020	3.60	0.000	0.00	47.211	84.04	56.177
	nizak	3.016	4.44	11.682	17.19	0.000	0.00	53.261	78.37	67.959
STh	visok	83.326	0.85	2583.348	26.26	166.969	1.70	7002.578	71.19	9836.221
	srednji	82.875	1.29	1184.936	18.49	0.000	0.00	5139.279	80.21	6407.09
	nizak	144.176	2.80	696.13	13.53	677.816	13.17	3628.316	70.50	5146.438
CTh	visok	0.000	0.00	8.518	6.56	8.85	6.82	112.445	86.62	129.813
	srednji	1.366	1.06	12.745	9.88	0.000	0.00	114.83	89.06	128.941
	nizak	7.161	7.43	7.426	7.70	4.302	4.46	77.504	80.40	96.393
Chl	visok	0.000	0.00	2375.58	17.58	0.000	0.00	11138.07	82.42	13513.650
	srednji	1880.430	7.92	0.000	0.00	3081.32	12.98	18774.05	79.10	23735.800
	nizak	155.09	0.74	8354.91	39.64	1394.42	6.62	11173.57	53.01	21077.980
ChLAB	visok	0.000	0.00	0.002	3.23	0.038	61.29	0.022	35.48	0.062
	srednji	0.000	0.00	0.003	15.00	0.000	0.00	0.017	85.00	0.020
	nizak	0.000	0.00	0.011	35.48	0.000	0.00	0.020	64.52	0.031

Tabela 28. Heritabilnosti materinskih efekata (m^2 %) i koeficijent materinske varijacije (CV_M %) za 12 osobina *I. pumila* merenih na biljkama starim šest meseci, poreklom iz populacije Dina gajenih u kontrolisanim laboratorijskim uslovima. Prikazane su vrednosti za svaki od tri svetlosna tretmana (H-visok, M-srednji, L-nizak), kao i za sva tri tretmana zajedno (A).

Osobina	m^2 (%)				CV_M (%)			
	H	M	L	A	H	M	L	A
Leaf number	6.32	7.06	35.59	5.12	3.84	4.58	8.46	4.33
Longest leaf length	1.59	5.14	15.18	0.94	0.004	0.005	0.01	0.00
Longest leaf width	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Total leaf area	20.48	0.00	7.30	0.00	6.22	0.00	5.47	0.00
Specific leaf area	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Stomatal density	0.00	2.48	0.00	1.01	0.00	0.08	0.00	0.06
Leaf thickness	0.00	10.02	5.37	2.88	0.00	4.00	3.07	2.34
Wassel band number	0.97	0.00	0.00	0.00	1.69	0.00	0.00	0.00
Sclerenchime thickness	1.70	0.00	13.17	0.00	1.91	0.00	4.26	0.00
Cuticle thickness	6.82	0.00	4.46	0.02	4.87	0.00	4.41	0.31
Total chlorophyle content	0.00	12.98	6.62	0.00	0.00	239.06	162.09	0.00
Chlorophyle AB ratio	61.29	0.00	0.00	31.72	10.00	0.00	0.00	5.86

Tabela 29. Materinske korelacije izmedju 10 osobina *I.pumila* merenih na biljkama starim šest meseci, poreklom iz populacije Dina, gajenih na tri intenziteta svetlosti (visok, srednji i nizak). Masnim brojevima označene su statistički značajne korelacije ($P < 0.05$). Podvučeni brojevi se odnose na one koeficijente korelacije koji ostaju statistički značajni posle sekvencijalne Bonferronijeve korekcije ($\alpha = 0.05$). Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 1.

[illegible]

Tabela 29. Nastavak.

[illegible]

Tabela 30. Analiza kovarijanse za broj listova praćenih tokom 6 sukcesivnih dvonedeljnih intervala od 18. dana posle početka klijanja na istim jedinkama *I. pumila*, poreklom iz dve prirodne populacije, gajenih pod tri različita svetlosna intenziteta u kontrolisanim laboratorijskim uslovima. U ovoj analizi masa semena je korišćena kao kovarijabla.

Izmedju subjekata						
Izvor variranja	MS	df	F	P		
Masa semena	4.67	1	6.27	0.0128		
Tretman (T)	25.78	2	34.60	0.0001		
Blok	9.38	3	12.59	0.0001		
Populacija (P)	3.44	1	4.62	0.0323		
Familija (F) (F(P))	10.40	26	13.95	0.0001		
T * P	1.69	2	2.27	0.1054		
T * F(P)	3.14	50	4.21	0.0001		
Error	0.74	320				
Unutar subjekta						
					Korigovane vrednosti P	
Izvor variranja	MS	df	F	P	Greenhouse-Geisser	Huynh-Felddt
Vreme (V)	23.83	5	210.15	0.0001	0.0001	0.0001
V * Masa semena	0.07	5	0.59	0.7056	0.6651	0.7056
V * T	0.36	10	3.18	0.0005	0.0015	0.0005
V * Blok	0.19	15	1.71	0.0438	0.0614	0.0438
V * P	0.26	5	2.25	0.0471	0.0627	0.0471
V * F(P)	0.28	130	2.49	0.0001	0.0001	0.0001
V * T * P	0.51	10	4.50	0.0001	0.0001	0.0001
V * T * F(P)	0.16	250	1.42	0.0001	0.0003	0.0001
Error	0.11	1600				

Tabela 30. Nastavak. Analiza kovarijanse za visinu biljke praćenih tokom 6 sukcesivnih dvonedeljnih intervala od 18. dana posle početka klijanja na istim jedinkama *I. pumila*, poreklom iz dve prirodne populacije, gajenih pod tri različita svetlosna intenziteta u kontrolisanim laboratorijskim uslovima. U ovoj analizi masa semena je korišćena kao kovarijabla.

Izmedju subjekata						
Izvor variranja	MS	df	F	P		
Masa semena	3766	1	5.28	0.0220		
Tretman (T)	60622	2	84.93	0.0001		
Blok	4958	3	6.95	0.0001		
Populacija (P)	2204	1	3.09	0.0795		
Familija (F) (F(P))	7192	26	10.08	0.0001		
T * P	582.47	2	0.82	0.4428		
T * F(P)	1170	52	1.64	0.0044		
Error	713.77	504				
Unutar subjekta					Korigovane vrednosti P	
Izvor variranja	MS	df	F	P	Greenhouse-Geisser	Huynh-Feldt
Vreme (V)	49054	5	393.73	0.0001	0.0001	0.0001
V * Masa semena	658.16	5	5.28	0.0001	0.0049	0.0029
V * T	6735	10	54.07	0.0001	0.0001	0.0001
V * Blok	600.81	15	4.82	0.0001	0.0001	0.0001
V * P	448.53	5	3.60	0.0030	0.0267	0.0203
V * F(P)	937.95	130	7.53	0.0001	0.0001	0.0001
V * T * P	95.09	10	0.76	0.6647	0.5521	0.5719
V * T * F(P)	173.72	260	1.39	0.0001	0.0071	0.0040
Error	124.59	2520				

Tabela 30. Nastavak. Analiza kovarijanse za širinu najvećeg lista praćenih tokom 6 sukcesivnih dvonedeljnih intervala od 18. dana posle početka klijanja na istim jedinkama *I. pumila*, poreklom iz dve prirodne populacije, gajenih pod tri različita svetlosna intenziteta u kontrolisanim laboratorijskim uslovima. U ovoj analizi masa semena je korišćena kao kovarijabla.

Izmedju subjekata				
Izvor variranja	MS	df	F	P
Masa semena	72.12	1	31.67	0.0001
Tretman (T)	161.27	2	70.82	0.0001
Blok	67.21	3	29.51	0.0001
Populacija (P)	40.93	1	17.97	0.0001
Familija (F) (F(P))	15.74	26	6.91	0.0001
T * P	2.74	2	1.20	0.3006
T * F(P)	2.65	52	1.16	0.2102
Error	2.28	504		
Unutar subjekta				

Tabela 30. Nastavak. Analiza kovarijanse za površinu najvećeg lista praćenih tokom 6 sukcesivnih dvonedeljnih intervala od 18. dana posle početka klijanja na istim jedinkama *I. pumila*, poreklom iz dve prirodne populacije, gajenih pod tri različita svetlosna intenziteta u kontrolisanim laboratorijskim uslovima. U ovoj analizi masa semena je korišćena kao kovarijabla.

Izmedju subjekata						
Izvor variranja	MS	df	F	P		
Masa semena	774159	1	11.26	0.0009		
Tretman (T)	490249	2	7.13	0.0009		
Blok	1439275	3	20.94	0.0001		
Populacija (P)	112652	1	1.64	0.2011		
Familija (F) (F(P))	392440	26	5.71	0.0001		
T * P	11557	2	0.17	0.8453		
T * F(P)	102572	52	1.49	0.0177		
Error	68742	504				
Unutar subjekta						
					Korigovane vrednosti P	
Izvor variranja	MS	df	F	P	Greenhouse-Geisser	Huynh-Felddt
Vreme (V)	1995822	5	153.97	0.0001	0.0001	0.0001
V * Masa semena	75505	5	5.82	0.0001	0.0029	0.0016
V * T	95763	10	7.39	0.0001	0.0001	0.0001
V * Blok	163276	15	12.60	0.0001	0.0001	0.0001
V * P	20758	5	1.60	0.1563	0.2018	0.1968
V * F(P)	74183	130	5.72	0.0001	0.0001	0.0001
V * T * P	11498	10	0.89	0.5446	0.4719	0.4850
V * T * F(P)	17736	260	1.37	0.0002	0.0108	0.0065
Error	12962	2520				

Tabela 31. Multivarijantna analiza kovarijanse za četiri osobine *I. pumila* praćenih tokom 6 sukcesivnih dvonedeljnih intervala od 18. dana posle početka klijanja semena na istim jedinkama *I. pumila*, poreklom iz dve prirodne populacije, gajenih pod tri različita svetlosna intenziteta u kontrolisanim laboratorijskim uslovima. Prikazan je multivarijantni Wilks λ -test za svaki izvor variranja koji uključuje vremensku komponentu.

	Broj listova				
Izvor variranja	Wilks λ	df imenilac	df brojilac	F	P
Unutar subjekata					
Vreme (V)	0.345	5	316.0	119.72	0.0001
V * Masa semena	0.987	5	316.0	0.80	0.5495
V * T	0.901	10	632.0	3.37	0.0003
V * Blok	0.936	15	872.7	1.41	0.1339
V * P	0.965	5	316.0	2.31	0.0441
V * F(P)	0.478	130	1561.9	1.94	0.0001
V * T * P	0.919	10	632.0	2.71	0.0029
V * T * F(P)	0.402	250	1579.1	1.27	0.0050
	Visina biljke				
Izvor variranja	Wilks λ	df imenilac	df brojilac	F	P
Unutar subjekata					
Vreme (V)	0.432	5	500.0	131.61	0.0001
V * Masa semena	0.928	5	500.0	7.80	0.0001
V * T	0.642	10	1000.0	24.77	0.0001
V * Blok	0.921	15	1380.7	2.78	0.0003
V * P	0.968	5	500.0	3.26	0.0066
V * F(P)	0.389	130	2468.5	4.02	0.0001
V * T * P	0.987	10	1000.0	0.65	0.7680
V * T * F(P)	0.567	260	2496.2	1.16	0.0507

Tabela 31. Nastavak.

	Širina najvećeg lista				
Izvor variranja	Wilks λ	df imenilac	df brojilac	F	P
Unutar subjekata					
Vreme (V)	0.663	5	500.0	50.78	0.0001
V * Masa semena	0.990	5	500.0	1.00	0.4158
V * T	0.932	10	1000.0	3.60	0.0001
V * Blok	0.922	15	1380.7	2.74	0.0004
V * P	0.968	5	500.0	3.33	0.0057
V * F(P)	0.602	130	2468.5	2.06	0.0001
V * T * P	0.982	10	1000.0	0.93	0.5022
V * T * F(P)	0.588	260	2496.2	1.08	0.1941
	Površina najvećeg lista				
Izvor variranja	Wilks λ	df imenilac	df brojilac	F	P
Unutar subjekata					
Vreme (V)	0.641	5	500.0	56.11	0.0001
V * Masa semena	0.940	5	500.0	6.42	0.0001
V * T	0.828	10	1000.0	9.89	0.0001
V * Blok	0.865	15	1380.7	4.97	0.0001
V * P	0.985	5	500.0	1.57	0.1673
V * F(P)	0.481	130	2468.5	3.04	0.0001
V * T * P	0.972	10	1000.0	1.44	0.1587
V * T * F(P)	0.570	260	2496.2	1.15	0.0597

Tabela 32. Pojedinačne analize kovarijanse za svaku od razlika izmedju sukcesivnih dvonedeljnih vremenskih (unutar subjekta), dobijenu “PROFILE” transformacijom za četiri osobine klijanaca *I.pumila* poreklom iz dve populacije gajenih pod tri različita intenziteta svetlosti (tretmana) u kontrolisanim laboratorijskim uslovima. U ovoj analizi masa semena je korišćena kao kovarijabla. Podvučeni brojevi se odnose na one vrednosti verovatnoće (P) koje ostaju statistički značajne posle sekvencijalne Bonferronijeve korekcije za višestruka poredjenja ($\alpha = 0.05$).

Izvor variranja	Broj listova				Visina biljke			
	df	MS	F	P	df	MS	F	P
<u>Razlika: 4. nedelja - 2. nedelja</u>								
Masa semena	1	0.11	0.98	0.3229	1	3811.88	23.20	<u>0.0001</u>
Vreme	1	8.08	69.68	<u>0.0001</u>	1	29922.67	182.14	<u>0.0001</u>
Tretman (T)	2	1.10	9.46	<u>0.0001</u>	2	4816.13	29.32	<u>0.0001</u>
Blok	3	0.14	1.20	0.3094	3	888.20	5.41	<u>0.0011</u>
Populacija (P)	1	0.07	0.61	0.4357	1	0.38	0.00	0.9616
Familija (F) (F(P))	26	0.25	2.18	<u>0.0010</u>	26	1159.30	7.06	<u>0.0001</u>
T x P	2	0.005	0.05	0.9540	2	33.36	0.20	0.8163
T x F(P)	50	0.16	1.35	0.0673	52	253.02	1.54	<u>0.0114</u>

Tabela 32. Nastavak.

Izvor variranja	Broj listova				Visina biljke			
	df	MS	F	P	df	MS	F	P
<u>Razlika: 6. nedelja - 4. nedelja</u>								
Masa semena	1	0.14	0.99	0.3200	1	2.52	13.79	<u>0.0002</u>
Vreme	1	8.35	59.10	<u>0.0001</u>	1	22.36	122.31	<u>0.0001</u>
Tretman (T)	2	0.15	1.08	0.3412	2	3.05	16.66	<u>0.0001</u>
Blok	3	0.29	2.07	0.1034	3	0.45	2.48	0.0605
Populacija (P)	1	0.02	0.15	0.6979	1	0.10	0.53	0.4665
Familija (F) (F(P))	26	0.23	1.63	0.0284	26	0.53	2.93	<u>0.0001</u>
T x P	2	0.68	4.80	<u>0.0089</u>	2	0.12	0.68	0.5050
Tretman x Dam(pop)	50	0.16	1.13	0.2665	52	0.21	1.15	0.2282
<u>Razlika: 8. nedelja - 6. nedelja</u>								
Masa semena	1	0.02	0.13	0.7192	1	1771.66	5.72	0.0172
Vreme	1	5.48	30.49	<u>0.0001</u>	1	144612.16	466.52	<u>0.0001</u>
Tretman (T)	2	0.76	4.21	0.0157	2	35907.34	115.84	<u>0.0001</u>
Blok	3	0.10	0.56	0.6437	3	2221.94	7.17	<u>0.0001</u>
Populacija (P)	1	0.64	3.55	0.0603	1	1102.44	3.56	0.0599
Familija (F) (F(P))	26	0.40	2.22	<u>0.0007</u>	26	2263.50	7.30	<u>0.0001</u>
T x P	2	0.17	0.97	0.3805	2	387.04	1.25	0.2878
T x F(P)	50	0.15	0.82	0.7998	52	497.11	1.60	<u>0.0063</u>

Tabela 32. Nastavak.

Izvor variranja	Broj listova				Visina biljke			
	df	MS	F	P	df	MS	F	P
<u>Razlika: 10. nedelja - 8. nedelja</u>								
Masa semena	1	0.32	1.87	0.1719	1	362.52	5.01	0.0257
Vreme	1	9.67	55.88	<u>0.0001</u>	1	2684.74	37.08	<u>0.0001</u>
Tretman (T)	2	0.03	0.19	0.8243	2	997.32	13.78	<u>0.0001</u>
Blok	3	0.35	2.04	0.1088	3	119.80	1.65	0.1759
Populacija (P)	1	1.22	7.05	<u>0.0083</u>	1	232.64	3.21	0.0736
Familija (F) (F(P))	26	0.15	0.89	0.6255	26	220.14	3.04	<u>0.0001</u>
T x P	2	0.06	0.37	0.6940	2	79.44	1.10	0.3346
T x F(P)	50	0.16	0.91	0.6438	52	63.06	0.87	0.7259
<u>Razlika: 12. nedelja - 10. nedelja</u>								
Masa semena	1	0.16	0.76	0.3830	1	315.45	3.24	0.0723
Vreme	1	2.42	11.57	<u>0.0008</u>	1	4260.51	43.80	<u>0.0001</u>
Tretman (T)	2	0.02	0.11	0.9003	2	1174.54	12.08	<u>0.0001</u>
Blok	3	0.14	0.67	0.5712	3	92.05	0.95	0.4179
Populacija (P)	1	0.13	0.62	0.4323	1	315.76	3.25	0.0722
Familija (F) (F(P))	26	0.45	2.17	<u>0.0010</u>	26	346.11	3.56	<u>0.0001</u>
T x P	2	0.18	0.87	0.4185	2	55.56	0.58	0.5594
T x F(P)	50	0.31	1.48	0.0241	52	131.58	1.35	0.0568

Tabela 32. Nastavak.

Izvor variranja	Širina lista				Površina lista			
	df	MS	F	P	df	MS	F	P
<u>Razlika: 4. nedelja - 2. nedelja</u>								
Masa semena	1	0.43	1.38	0.2414	1	0.35	0.11	0.7374
Vreme	1	7.42	23.44	<u>0.0001</u>	1	236.92	75.09	<u>0.0001</u>
Tretman (T)	2	0.24	0.76	0.4694	2	88.70	28.11	<u>0.0001</u>
Blok	3	0.10	0.33	0.8072	3	2.82	0.89	0.4438
Populacija (P)	1	1.48	4.66	0.0313	1	4.37	1.39	0.2396
Familija (F) (F(P))	26	0.42	1.33	0.1301	26	4.20	1.33	0.1282
T x P	2	0.27	0.86	0.4231	2	1.48	0.47	0.6255
T x F(P)	52	0.29	0.91	0.6527	52	3.23	1.02	0.4349
<u>Razlika: 6. nedelja - 4. nedelja</u>								
Masa semena	1	0.00	0.00	0.9667	1	374671	24.01	<u>0.0001</u>
Vreme	1	4.23	12.33	<u>0.0005</u>	1	1896695	121.54	<u>0.0001</u>
Tretman (T)	2	0.55	1.62	0.1995	2	429846	27.54	<u>0.0001</u>
Blok	3	1.43	4.16	<u>0.0063</u>	3	245284	15.72	<u>0.0001</u>
Populacija (P)	1	0.23	0.68	0.4091	1	30054	1.93	0.1658
Familija (F) (F(P))	26	0.49	1.42	0.0834	26	56152	3.60	<u>0.0001</u>
T x P	2	0.24	0.70	0.4964	2	14516	0.93	0.3952
T x F(P)	52	0.36	1.06	0.3748	52	21520	1.38	0.0462

Tabela 32. Nastavak.

Izvor variranja	Širina lista				Površina lista			
	df	MS	F	P	df	MS	F	P
<u>Razlika: 8. nedelja - 6. nedelja</u>								
Masa semena	1	0.48	1.24	0.2666	1	1411.88	0.16	0.6920
Vreme	1	7.84	20.05	<u>0.0001</u>	1	202641.46	22.55	<u>0.0001</u>
Tretman (T)	2	2.50	6.39	<u>0.0018</u>	2	24547.29	2.73	0.0661
Blok	3	0.26	0.66	0.5778	3	37873.59	4.21	<u>0.0059</u>
Populacija (P)	1	0.03	0.07	0.7897	1	12698.99	1.41	0.2351
Familija (F) (F(P))	26	0.46	1.18	0.2466	26	15509.82	1.73	<u>0.0151</u>
T x P	2	1.13	2.89	0.0563	2	49092.36	5.46	<u>0.0045</u>
T x F(P)	52	0.36	0.94	0.6049	52	8567.37	0.95	0.5693
<u>Razlika: 10. nedelja - 8. nedelja</u>								
Masa semena	1	0.42	0.84	0.3589	1	22514.82	2.04	0.1534
Vreme	1	21.43	43.29	<u>0.0001</u>	1	705240.47	64.05	<u>0.0001</u>
Tretman (T)	2	2.92	5.90	<u>0.0029</u>	2	73083.13	6.64	<u>0.0014</u>
Blok	3	2.12	4.28	<u>0.0053</u>	3	56335.45	5.12	<u>0.0017</u>
Populacija (P)	1	4.40	8.89	<u>0.0030</u>	1	15431.06	1.40	0.2370
Familija (F) (F(P))	26	1.67	3.37	<u>0.0001</u>	26	64694.80	5.88	<u>0.0001</u>
T x P	2	0.04	0.08	0.9186	2	2903.66	0.26	0.7683
T x F(P)	52	0.52	1.04	0.3962	52	13787.52	1.25	0.1191

Tabela 32. Nastavak.

Izvor variranja	Širina lista				Površina lista			
	df	MS	F	P	df	MS	F	P
<u>Razlika: 12. nedelja - 10. nedelja</u>								
Masa semena	1	0.32	0.56	0.4538	1	338.42	0.02	0.8909
Vreme	1	10.46	18.53	<u>0.0001</u>	1	680539.93	37.89	<u>0.0001</u>
Tretman (T)	2	0.37	0.67	0.5142	2	68744.84	3.83	<u>0.0224</u>
Blok	3	0.24	0.43	0.7303	3	4279.83	0.24	0.8697
Populacija (P)	1	0.01	0.03	0.8690	1	35936.91	2.00	0.1578
Familija (F) (F(P))	26	0.62	1.10	0.3376	26	56858.90	3.17	<u>0.0001</u>
T x P	2	0.21	0.37	0.6876	2	8716.73	0.49	0.6158
T x F(P)	52	0.74	1.31	0.0812	52	22687.77	1.26	0.1104

Tabela 33. Pojedinačne analize kovarijanse za svaku od razlika između sukcesivnih dvonedeljnih vremenskih (unutar subjekta), dobijenu “POLINOMIAL” transformacijom za četiri osobine klijanaca *Ipumila* poreklom iz dve populacije gajenih pod tri različita intenziteta svetlosti (tretmana) u kontrolisanim laboratorijskim uslovima. U ovoj analizi masa semena je korišćena kao kovarijabla. Podvučeni brojevi se odnose na one vrednosti verovatnoće (P) koje ostaju statistički značajne posle sekvencijalne Bonferronijeve korekcije za višestruka poredjenja ($\alpha = 0.05$).

Izvor variranja	Broj listova				Visina biljke			
	df	MS	F	P	df	MS	F	P
<u>Polinom prvog reda</u>								
Masa semena	1	0.09	0.43	0.5101	1	482.13	1.50	0.2216
Vreme	1	118.44	580.33	<u>0.0001</u>	1	159013.88	493.90	<u>0.0001</u>
Tretman (T)	2	1.56	3.82	<u>0.0229</u>	2	13895.24	43.16	<u>0.0001</u>
Blok	3	1.64	2.68	0.0473	3	1387.16	4.31	<u>0.0051</u>
Populacija (P)	1	0.01	0.06	0.8036	1	1522.09	4.73	0.0301
Familija (F) (F(P))	26	19.26	3.63	<u>0.0001</u>	26	2638.32	8.19	<u>0.0001</u>
T x P	2	4.46	10.92	<u>0.0001</u>	2	214.91	0.67	0.5134
T x F(P)	50	21.41	2.10	<u>0.0001</u>	52	418.39	1.30	0.0851

Tabela 33. Nastavak.

Izvor variranja	Broj listova				Visina biljke			
	df	MS	F	P	df	MS	F	P
<u>Polinom drugog reda</u>								
Masa semena	1	0.003	0.02	0.0834	1	268.18	3.02	0.0829
Vreme	1	0.37	3.02	0.8841	1	22658.78	255.17	<u>0.0001</u>
Tretman (T)	2	0.50	4.09	0.0176	2	531.88	5.99	<u>0.0027</u>
Blok	3	0.11	0.89	0.4449	3	273.17	3.08	<u>0.0273</u>
Populacija (P)	1	0.79	6.46	<u>0.0115</u>	1	6.57	0.07	0.7856
Familija (F) (F(P))	26	0.21	1.74	<u>0.0152</u>	26	768.72	8.66	<u>0.0001</u>
T x P	2	0.18	1.51	0.2216	2	21.29	0.24	0.7869
T x F(P)	50	0.13	1.04	0.4034	52	123.31	1.39	0.0427
<u>Polinom trećeg reda</u>								
Masa semena	1	0.12	1.15	0.2841	1	2059.08	13.91	<u>0.0002</u>
Vreme	1	0.09	0.87	0.3517	1	47801.58	322.96	<u>0.0001</u>
Tretman (T)	2	0.31	2.97	0.0526	2	13527.98	91.40	<u>0.0001</u>
Blok	3	0.10	0.96	0.4140	3	1011.99	6.84	<u>0.0002</u>
Populacija (P)	1	0.06	0.60	0.4408	1	572.59	3.87	0.0497
Familija (F) (F(P))	26	0.29	2.82	<u>0.0001</u>	26	1014.65	6.86	<u>0.0001</u>
T x P	2	0.04	0.42	0.6595	2	169.52	1.15	0.3189
T x F(P)	50	0.12	1.15	0.2394	52	235.60	1.59	<u>0.0070</u>

Tabela 33. Nastavak.

Izvor variranja	Širina lista				Površina lista			
	df	MS	F	P	df	MS	F	P
<u>Polinom prvog reda</u>								
Masa semena	1	1.96	2.66	0.1033	1	169765.85	4.04	0.0449
Vreme	1	168.13	228.25	<u>0.0001</u>	1	9649009.9	229.69	<u>0.0001</u>
Tretman (T)	2	6.98	9.48	<u>0.0001</u>	2	104652.08	2.49	0.0838
Blok	3	7.09	9.63	<u>0.0001</u>	3	727608.76	17.32	<u>0.0001</u>
Populacija (P)	1	4.68	6.36	<u>0.0120</u>	1	77207.06	1.84	0.1758
Familija (F) (F(P))	26	3.52	4.78	<u>0.0001</u>	26	294085.61	7.00	<u>0.0001</u>
T x P	2	0.71	0.97	0.3815	2	25454.36	0.61	0.5460
T x F(P)	52	1.01	1.37	0.0485	52	63465.10	1.51	<u>0.0150</u>
<u>Polinom drugog reda</u>								
Masa semena	1	0.14	0.40	0.5250	1	103857.87	10.23	<u>0.0015</u>
Vreme	1	1.96	5.66	<u>0.0178</u>	1	42890.42	4.22	<u>0.0404</u>
Tretman (T)	2	2.37	6.83	<u>0.0012</u>	2	240133.99	23.65	<u>0.0001</u>
Blok	3	0.29	0.84	0.4700	3	19506.30	1.92	0.1252
Populacija (P)	1	0.28	0.81	0.3672	1	6533.88	0.64	0.4228
Familija (F) (F(P))	26	1.21	3.49	<u>0.0001</u>	26	52231.04	5.14	<u>0.0001</u>
T x P	2	0.02	0.06	0.9399	2	6314.95	0.62	0.5373
T x F(P)	52	0.36	1.03	0.4281	52	10693.38	1.05	0.3789

Tabela 33. Nastavak.

Izvor variranja	Širina lista				Površina lista			
	df	MS	F	P	df	MS	F	P
<u>Polinom trećeg reda</u>								
Masa semena	1	0.13	0.51	0.4769	1	2064.90	0.39	0.5309
Vreme	1	0.001	0.00	0.9553	1	47798.87	9.10	<u>0.0027</u>
Tretman (T)	2	0.82	3.07	<u>0.0474</u>	2	6605.49	1.26	0.2851
Blok	3	0.55	2.06	0.1043	3	39269.28	7.48	<u>0.0001</u>
Populacija (P)	1	0.11	0.42	0.5194	1	6000.61	1.14	0.2856
Familija (F) (F(P))	26	0.14	0.54	0.9704	26	9136.65	1.74	<u>0.0139</u>
T x P	2	0.22	0.83	0.4378	2	10549.89	2.01	0.1352
T x F(P)	52	0.29	1.11	0.2908	52	6181.60	1.18	0.1936

Tabela 34. Četvoro-faktorska multivarijantna analiza kovarijanse za četiri osobine *I. pumila* praćenih tokom 6 sukcesivnih dvonedeljnih intervala od 18. dana posle početka klijanja semena na istim jedinkama *I. pumila*, poreklom iz dve prirodne populacije, gajenih pod tri različita svetlosna intenziteta u kontrolisanim laboratorijskim uslovima. Prikazan je multivarijantni Wilks λ -test za svaki izvor variranja koji uključuje vremensku komponentu.

Izvor variranja	Wilks λ	df imenilac	df brojilac	F	P
Tretman (T)	0.42	8	634	42.34	0.0001
Populacija (P)	0.93	4	317	6.12	0.0001
Familija (F) (F(P))	0.15	104	1260.1	7.30	0.0001
Vreme (V)	0.16	19	302	79.94	0.0001
V x T	0.35	40	602	10.29	0.0001
V x P	0.83	20	301	3.16	0.0001
V x T x P	0.86	40	602	1.18	0.2065
V x T x F(P)	0.04	1000	5717.9	1.10	0.0181

Tabela 35. Analize kovarijanse unutar-subjekat efekata koji su statistički značajni u četvero-faktorskoj multivarijantnoj analizi kovarijanse za svaku od razlika izmedju sukcesivnih dvonedeljnih vremenskih, dobijene “PROFILE” transformacijom za četiri osobine klijanaca *I.pumila* poreklom iz dve populacije gajenih pod tri različita intenziteta svetlosti (tretmana).

Osobina	Vreme		Vreme x Tretman		Vreme x Populacija		Vreme x Populacija x Familija	
Broj listova	F	P	F	P	F	P	F	P
razlika: 4. nedelja – 2. nedelja	69.68	0.0001	9.46	0.0001	0.61	0.4357	1.35	0.0673
razlika: 6. nedelja – 4. nedelja	59.10	0.0001	1.08	0.3412	0.15	0.6979	1.13	0.2665
razlika: 8. nedelja – 6. nedelja	30.49	0.0001	4.21	0.0157	3.55	0.0603	0.82	0.7998
razlika: 10. nedelja – 8.	5.88	0.0001	0.19	0.8243	7.05	0.0083	0.91	0.6438
razlika: 12. nedelja – 10.	1.57	0.0001	0.11	0.9003	0.62	0.4323	1.48	0.0241
Visina biljke	F	P	F	P	F	P	F	P
razlika: 4. nedelja – 2. nedelja	109.69	0.0001	9.90	0.0001	0.19	0.6660	1.52	0.0187
razlika: 6. nedelja – 4. nedelja	82.94	0.0001	10.88	0.0001	0.69	0.4070	0.87	0.7276
razlika: 8. nedelja – 6. nedelja	312.69	0.0001	6.12	0.0001	3.64	0.0572	1.76	0.0021
razlika: 10. nedelja – 8.	13.93	0.0002	7.66	0.0006	5.59	0.0187	1.14	0.2485
razlika: 12. nedelja – 10.	26.91	0.0001	14.67	0.0001	5.14	0.0241	1.29	0.0994
Širina lista	F	P	F	P	F	P	F	P
razlika: 4. nedelja – 2. nedelja	24.98	0.0001	4.65	0.0103	5.95	0.0152	0.83	0.7912
razlika: 6. nedelja – 4. nedelja	3.98	0.0468	3.74	0.0248	1.27	0.2606	1.02	0.4502
razlika: 8. nedelja – 6. nedelja	17.99	0.0001	0.01	0.9898	1.11	0.2929	0.84	0.7632
razlika: 10. nedelja – 8.	29.54	0.0001	15.84	0.0001	11.37	0.0008	1.18	0.2066
razlika: 12. nedelja – 10.	1.94	0.0006	11.22	0.0001	0.01	0.9292	1.15	0.2371
Površina lista	F	P	F	P	F	P	F	P
razlika: 4. nedelja – 2. nedelja	57.37	0.0001	15.84	0.0001	2.33	0.1280	0.93	0.6083
razlika: 6. nedelja – 4. nedelja	75.30	0.0001	11.22	0.0001	1.09	0.2977	1.61	0.0085
razlika: 8. nedelja – 6. nedelja	16.12	0.0001	2.76	0.0651	3.61	0.0583	0.85	0.7536
razlika: 10. nedelja – 8.	35.85	0.0001	3.77	0.0242	1.59	0.2080	1.30	0.0931
razlika: 12. nedelja – 10.	17.86	0.0001	2.62	0.0741	2.00	0.1579	1.33	0.0765

Tabela 36. Analiza kovarijanse za visinu biljke i površinu najvećeg lista praćenih tokom 6 sukcesivnih dvonedeljnih intervala od 18. dana posle početka klijanja na istim jedinkama *I. pumila*, poreklom iz populacije Dina, gajenih pod tri različita svetlosna intenziteta u kontrolisanim laboratorijskim uslovima.

Visina biljke						
Izmedju subjekata						
Izvor variranja	MS	df	F	P		
Tretman (T)	37568	2	49.63	0.0001		
Blok	4003	3	5.29	0.0014		
Familija (F)	11022	12	14.56	0.0001		
Recipročno (R) (R(F))	1477	11	1.95	0.0328		
T * F	1581	24	2.09	0.0025		
T * R(F)	783	21	1.03	0.4208		
Error	757	311				
Unutar subjekta						
					Korigovane vrednosti P	
Izvor variranja	MS	df	F	P	Greenhouse-Geisser	Huynh-Felddt
Vreme (V)	932981	5	7105	0.0001	0.0001	0.0001
V * T	4272	10	32.54	0.0001	0.0001	0.0001
V * Blok	542	15	4.13	0.0001	0.0004	0.0001
V * F	1356	60	10.33	0.0001	0.0001	0.0001
V * R(F)	217	55	1.65	0.0022	0.0296	0.0186
V * T * F	201	120	1.53	0.0003	0.0127	0.0066
V * T * R(F)	141	105	1.07	0.2937	0.3496	0.3384
Error	131	1555				

Tabela 36. Nastavak.

Površina najvećeg lista						
Izmedju subjekata						
Izvor variranja	MS	df	F	P		
Tretman (T)	161398	2	2.36	0.0966		
Blok	1039865	3	15.17	0.0001		
Familija (F)	473384	12	6.91	0.0001		
Recipročno (R) (R(F))	135253	11	1.97	0.0305		
T * F	94190	24	1.37	0.1164		
T * R(F)	101342	21	1.48	0.0825		
Error	68531	311				
Unutar subjekta						
					Korigovane vrednosti P	
Izvor variranja	MS	df	F	P	Greenhouse-Geisser	Huynh-Felddt
Vreme (V)	43432505	5	3339	0.0001	0.0001	0.0001
V * T	84688	10	6.51	0.0001	0.0001	0.0001
V * Blok	120018	15	9.23	0.0001	0.0001	0.0001
V * F	85855	60	6.60	0.0001	0.0001	0.0001
V * R(F)	16911	55	1.30	0.0710	0.1612	0.1394
V * T * F	18135	120	1.39	0.0042	0.0433	0.0288
V * T * R(F)	17657	105	1.36	0.0113	0.0681	0.0498
Error	13007	1555				

Tabela 37. Pojedinačne analize kovarijanse za svaku od razlika izmedju sukcesivnih dvonedeljnih vremenskih (unutar subjekta), dobijenu “PROFILE” transformacijom za visinu biljke i površinu lista klijanaca *I.pumila* poreklom iz dve populacije gajenih pod tri različita intenziteta svetlosti (tretmana) u kontrolisanim laboratorijskim uslovima. Podvučeni brojevi se odnose na one vrednosti verovatnoće (P) koje ostaju statistički značajne posle sekvencijalne Bonferronijeve korekcije za višestruka poredjenja ($\alpha = 0.05$).

Izvor variranja	Visina biljke				Površina lista			
	df	MS	F	P	df	MS	F	P
<u>Razlika: 4. nedelja - 2. nedelja</u>								
Vreme	1	2592174	7719.81	0.0001	1	205347180	4878.17	0.0001
Tretman (T)	2	8373	24.94	0.0001	2	34195	0.81	0.4448
Blok	3	1347	4.01	0.0080	3	508305	12..08	0.0001
Familija (F)	12	3522	10.49	0.0001	12	347700	8.26	0.0001
Recipročno (R) (R(F))	11	464	1.38	0.1796	11	48535	1.15	0.3196
T x F	24	429	1.28	0.1754	24	50805	1.21	0.2331
T x R(F)	21	418	1.25	0.2112	21	59727	1.42	0.1067

Tabela 37. Nastavak.

Izvor variranja	Visina biljke				Površina lista			
	df	MS	F	P	df	MS	F	P
<u>Razlika: 6. nedelja - 4. nedelja</u>								
Vreme	1	471448	4620.61	0.0001	1	265772	26.42	0.0001
Tretman (T)	2	310	3.04	0.0491	2	230292	22.89	0.0001
Blok	3	249	2.44	0.0642	3	28199	2.80	0.0400
Familija (F)	12	1319	12..93	0.0001	12	51520	5.12	0.0001
Recipročno (R) (R(F))	11	102	1.01	0.4411	11	1567	1.56	0.1104
T x F	24	143	1.40	0.1014	24	17754	1.76	0.0163
T x R(F)	21	49	0.48	0.9753	21	12667	1.26	0.2010
<u>Razlika: 8. nedelja - 6. nedelja</u>								
Vreme	1	1235318	8048.95	0.0001	1	1330882	239.05	0.0001
Tretman (T)	2	8554	55.74	0.0001	2	44870	2.71	0.0680
Blok	3	877	5.75	0.0008	3	15074	8.06	0.0001
Familija (F)	12	1584	10.32	0.0001	12	11072	1.99	0.0248
Recipročno (R) (R(F))	11	372	2.43	0.065	11	4057	0.73	0.7107
T x F	24	324	2.11	0.0021	24	10046	1.80	0.0131
T x R(F)	21	179	1.17	0.2775	21	7591	1.36	0.1341

Tabela 37. Nastavak.

Izvor variranja	Visina biljke				Površina lista			
	df	MS	F	P	df	MS	F	P
<u>Razlika: 10. nedelja - 8. nedelja</u>								
Vreme	1	26901	1321.61	0.0001	1	6812637	1594.49	0.0001
Tretman (T)	2	359	17.6	0.0001	2	102460	23.98	0.0001
Blok	3	27	1.32	0.2678	3	5766	1.35	0.2583
Familija (F)	12	83	4.07	0.0001	12	5883	1.38	0.1755
Recipročno (R) (R(F))	11	50	2.46	0.0058	11	12497	2.93	0.0011
T x F	24	29	1.43	0.0884	24	6466	1.51	0.0606
T x R(F)	21	14	0.68	0.8513	21	4677	1.09	0.3519
<u>Razlika: 12. nedelja - 10. nedelja</u>								
Vreme	1	339064	7551.1	0.0001	1	3406051	1119.30	0.0001
Tretman (T)	2	3765	83.87	0.0001	2	41418	13.61	0.0001
Blok	3	212	4.72	0.0031	3	12905	4.24	0.0059
Familija (F)	12	270	6.01	0.0001	12	13099	4.30	0.001
Recipročno (R) (R(F))	11	94	2.09	0.0207	11	3798	1.25	0.2543
T x F	24	80	1.78	0.0146	24	5605	1.84	0.0106
T x R(F)	21	44	0.98	0.4864	21	3623	1.19	0.2571